Р. ШОВЕН

ФИЗИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

Р. ШОВЕН
ФИЗИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

Р. ШОВЕН

ФИЗИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

Перевод с французского
В. В. ХВОСТОВОЙ

Под редакцией и с предисловием
акад. Е. Н. ПАВЛОВСКОГО

И * Л

ИЗДАТЕЛЬСТВО
ИНОСТРАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Москва, 1953

PHYSIOLOGIE DE L'INSECTE

PAR

R. CHAUVIN

1949

ФИЗИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ И ЕЕ ПОЛОЖЕНИЕ СРЕДИ ДРУГИХ НАУЧНЫХ СПЕЦИАЛЬНОСТЕЙ

Вопросы биологии насекомых, их связи с окружающей средой и особенно практическое значение различных видов для экономики сельского хозяйства (в самом широком его понимании), здравоохранения, животноводства и, наконец, техники исключительно разнообразны и важны. Этим определяется множество задач теоретического и практического значения, которые возникают по ходу естественного развития науки или встают внезапно в связи со стихийными явлениями, или же порождаются злой волей людей, стремящихся использовать достижения науки для преступных, империалистических целей. Яркий пример последнего дает Хабаровский процесс над японскими военными преступниками, применившими в войне с Китаем в качестве бактериологического оружия блох, зараженных возбудителем чумы. Избежавшие кары преступники нашли себе пристанище в США, где, как известно, велись и ведутся специальные работы по изысканию методов бактериологической войны. На эти работы империалистами отпускаются большие средства, и результаты их широко используются как, например, в 1952 г. в Северной Корее и в некоторых районах Северо-Восточного Китая, где распространялись различные виды насекомых, являющихся переносчиками возбудителей особо опасных бактериальных и других болезней человека. Незабываемы и злодеяния, совершенные в целях подрыва экономики, также при помощи вредных насекомых, в частности колорадского картофельного жука, являющегося опаснейшим вредителем картофелеводства. И здесь действовали злые руки посланцев магнатов Уолл-стрита, забрасывавшие колорадского жука на территории стран народной демократии и Германской Демократической Республики.

Понятно, что энтомологическая наука в процессе своего развития должна обеспечить возможность и средства борьбы со злом, причиняемым в преступных целях. Не менее серьезны задачи энтомологии и по борьбе со стихийными бедствиями (налеты саранчи, массовое распространение хлебной черепашки и т. п.). Необходимо также всемерное использование насекомых, в каком-либо отношении полезных для человека (насекомые-опылители; насекомые, служащие оружием биологического метода борьбы с вредителями сельского хозяйства; насекомые, дающие вещества, непосредственно используемые человеком для питания или для технических надобностей, и др.).

Все сказанное выше приобретает исключительное значение для советского народного хозяйства в связи с осуществлением великих строек

коммунизма, начало которым было положено постановлением Совета Министров СССР и ЦК ВКП(б) о создании системы полезащитных полос для борьбы с засухой и суховеями и получения устойчивых гарантированных урожаев на огромных засушливых территориях южной и юго-восточной части СССР. К этой успешно осуществляемой работе прибавились новые грандиозные задачи по сооружению огромных оросительных каналов, возведению гигантских гидроэлектростанций на Волге, Днепре и Аму-Дарье.

Ближайшее отношение к этим проблемам имеет энтомология. Энтомологи должны учесть состав фауны насекомых на территориях, подлежащих степному лесонасаждению, орошению и последующему сельскохозяйственному использованию. Определение состава наличной энтомофауны необходимо для выявления тех видов насекомых, которые могут стать без всякого периода адаптации вредителями кустарниковых, древесных или сельскохозяйственных растений.

Кроме того, наличная фауна насекомых претерпит изменения в связи с появлением новых биотопов, с изменением климата, почвы, методов ее обработки и в силу других причин. Все это так или иначе, положительно или отрицательно, отразится на вредных и полезных видах энтомофауны.

На обязанности энтомологов лежит составление прогнозов таких изменений для заблаговременной разработки мер по заселению новых территорий полезными насекомыми (и другими животными) и противодействию вредным насекомым, для которых новые условия обитания на преобразованных участках могут оказаться вполне благоприятными.

В связи с этим в работах энтомологов особое значение приобретает изучение физиологии насекомых. Однако физиологическое направление в энтомологии отстает от развития других энтомологических специальностей, хотя в течение последних десятилетий наблюдается значительный рост физиологических и биохимических исследований.

Помимо громадного практического значения, изучение физиологии насекомых чрезвычайно расширяет наши представления о сложности физиологических функций живых организмов и открывает своеобразные особенности биологии насекомых, например факторы, определяющие их поведение, восприятие невидимых частей спектра и поляризованного света, тонкость обоняния и многое другое.

Физиология насекомых начала развиваться как часть токсикологии. Но осмысливание физиологических данных показало, что они имеют значительно бо́льшую ценность. Причинное понимание экологических отношений насекомых оказалось возможным именно на основе физиологии насекомых. Вопросы борьбы с насекомыми путем воздействия на их организм требуют физиологического обоснования. Все это говорит о чрезвычайном значении физиологии насекомых и о необходимости создания сводки или по возможности более полного обзора данных, касающихся этого раздела общей физиологии.

Составление достаточно полного и в то же время сжато изложенного обзора является исключительно трудной задачей вследствие разбросанности литературных данных. В настоящее время в литературе имеется весьма

небольшое число специально физиологических исследований и данные по физиологии насекомых лишь попутно приводятся в работах, посвященных исследованию их биологии и экологии и изысканию мер борьбы с вредными насекомыми.

«Физиология насекомых» Шовена является сводным трудом с явным уклоном в биохимию. Ценность книги Шовена заключается в том, что автором дана сводка имеющихся в зарубежной литературе основных сведений по всем физиологическим функциям насекомых.

Шовен, взявший на себя труд дать обзор современных достижений по физиологии насекомых, добавил и свои оригинальные исследования. Он изучал главным образом прямокрылых насекомых: условия формирования стадной и одиночной форм у пустынной саранчи; особенности поведения саранчевых в связи с химизмом растений и термическим режимом; поведение тараканов в условиях лабиринта; диапаузу кузнечиков и влияние скученности на рост саранчевых.

К числу положительных качеств книги Шовена можно отнести следующее: автор дает свежий описательный материал и значительно расширяет круг вопросов по сравнению с теми вопросами, которые ранее рассматривались в сводных трудах по физиологии насекомых.

В явлении метаморфоза насекомых прежде всего учитываются определяющие его факторы и роль температуры и пищи, а также значение гормональной регуляции. Данные о питании насекомых изложены с большой полнотой. Приведено много новых данных по химизму пищеварения насекомых и некоторые новые факты по особенностям химизма их пищи. Впервые сопоставлены коэффициенты усвоения пищи у различных насекомых. Глава о питании насекомых насыщена множеством новых сведений, но автор не делает каких-либо общих выводов.

Ценный материал дает Шовен в главе о нервной деятельности насекомых, приводя в ней обзор тропизмов и таксисов; автор подробно разбирает их в связи с физиологией органов чувств. Особенно обилен материал по фото- (телотаксису автора) и тропотаксису. В этой же главе автор приводит таблицу химических соединений, привлекающих и отталкивающих насекомых.

В главе, посвященной физиологии органов чувств насекомых, подробно описана работа зрительного аппарата: приведены анатомо-гистологические данные по строению глаз; рассмотрена оптика зрительного аппарата и разобраны восприятие насекомыми расстояния и формы предметов, вопрос о цветовом зрении и остроте зрения. Материал изложен достаточно полно, и данная глава, пожалуй, представляет собой один из лучших разделов книги.

Для характеристики органов химического чувства пчелы дана таблица, показывающая связь между химической структурой соединений и физиологическим их действием.

Широко освещены вопросы размножения и роста насекомых.

К недостаткам книги, представляющей собой сводку отдельных, правда, часто очень важных фактов, следует отнести отсутствие эколого-физиологических обобщений.

В изложении отчетливо сквозит желание автора насытить книгу возможно бо́льшим количеством фактов, что нередко ведет к повторениям, нарушающим систематичность и стройность изложения.

Книга Шовена по физиологии насекомых при известной энциклопедичности отличается преобладанием биохимических сведений, что делает ее несколько односторонне специальной.

Изучение физиологии насекомых должно вестись под направляющим влиянием павловского учения. И. П. Павлов рассматривал поразительные по своей целесообразности инстинкты насекомых как закрепившиеся в процессе долгой эволюции условные рефлексы, ставшие рефлексами безусловными. Шовен, касаясь поведения насекомых при специальных экспериментальных исследованиях, обычно говорит об их дрессировке и лишь местами приравнивает дрессировку к выработке рефлексов.

Уделяя много внимания вопросам физиологии нервной системы, органов чувств, поведения и инстинктов насекомых, Шовен дает им не всегда правильное толкование, квалифицируя их как «психическую деятельность» насекомых.

Кроме этих недостатков принципиального характера, следует отметить небрежность в оформлении книги. Ссылки на авторов в тексте часто не соответствуют спискам литературы; в таблицах не указаны единицы измерений и т. п. В переводе часть этих недочетов удалось устранить, заимствуя данные из оригинальных работ.

Несмотря на отмеченные недостатки книги Шовена, издание ее представляется нам нужным и своевременным. Энтомолог, занимающийся и интересующийся физиологией насекомых, найдет в этой книге много полезных данных. Физиолог и биохимик почерпнут в ней материалы, которые могут вооружить их для решения многих важных задач современности и показать им необходимость проведения комплексных исследований по энтомологии и объединения усилий энтомологов-систематиков, физиологов и биохимиков.

Акад. *Е. Н. Павловский.*

Глава I

ПОКРОВЫ ТЕЛА НАСЕКОМЫХ

Кутикула насекомых представляет собой более или менее толстую и твердую пелликулу, бедную водой и минеральными солями (1—3%). Гистологически она состоит из трех слоев: очень тонкого наружного слоя, носящего название *эпикутикулы*, и двух более толстых и глубже расположенных слоев—*экзо-* и *эндокутикул.*

В настоящей главе, как и на протяжении всей книги, мы будем описывать морфологические особенности органов и тканей лишь в той мере, в какой это необходимо для понимания физиологических процессов.

БИОХИМИЯ ПОКРОВНЫХ ТКАНЕЙ

ЭПИКУТИКУЛА

Наиболее характерной особенностью эпикутикулы является отсутствие в ней хитина. Для определения химического состава эпикутикулы можно использовать экзувии, состоящие из эпи- и экзокутикулы, а в некоторых случаях почти полностью из одной эпикутикулы. Обработка концентрированной минеральной кислотой удаляет из ткани заключающийся в ней хитин, и если этот материал затем тщательно промыть, то оказывается, что он состоит из желтоватого вещества, нерастворимого на холоду в концентрированной серной и соляной кислотах и растворимого в горячем 50-процентном растворе соды. При нагревании этого вещества со смесью равных частей хлората калия и концентрированной азотной кислоты образуется аморфная масса, растворимая в эфире и бензоле (так называемая реакция на церпновую кислоту). Значительная химическая инертность этой массы объясняется наличием в ней смеси восков и парафинов, в состав которых входят 27—31 атома углерода, а также высших кислот, эфиров и спиртов, содержащих 26—30 атомов углерода. Наличие в эпикутикуле жирных кислот и холестерина долгое время подвергалось сомнению, так как из необработанной кутикулы эти вещества не экстрагировались растворителями жиров. Как бы то ни было, после воздействия указанной выше смеси липидная фракция становится растворимой в растворителях жиров и даже окрашивается черным суданом. Присутствие парафинов объясняет уже давно отмеченное сходство эпикутилы с *кутином* или *суберином* растений (Кюнельт, 1928). В состав эпикутикулы входят также *особый белок* и один *дифенол.*

Также можно указать, что эпикутикула составляет весьма незначительную часть веса всего насекомого: вес ее у гусеницы тутового шелкопряда составляет всего 0,35—0,45 *мг*, тогда как содержание хитина в покровах того же насекомого может достигать 10% веса тела.

В настоящее время установлено три типа строения эпикутикулы, которые трудно сравнивать между собой, так как они обнаружены разными способами.

Тип *Rhodnius* (Уигглсуорз, 1947). Эпикутикула содержит четыре слоя. Первый, наиболее глубокий слой состоит из *кутикулина*, или *липопротеинов*,

дубленных *хинонами*. Некоторые белки способны после воздействия хинона удерживать большое количество жира; в естественном состоянии белки этой способностью не обладают. Так, например, желатина, обработанная бензохиноном, может удерживать большое количество масла. Второй слой в основном характеризуется богатым содержанием полифенолов. Третий слой содержит главным образом воски. Четвертый слой состоит из выделяемого кожными железами защитного *цемента*, состав которого неизвестен. Восковой слой, повидимому, состоит из одного слоя плотно расположенных молекул, ориентация которых препятствует проникновению воды. Растворители жиров (и даже пары этих растворителей), высокие температуры, трение минеральным порошком нарушают ориентацию слоя и облегчают проникновение жидкостей. После шлифовки поврежденные участки полифенолового слоя начинают окрашиваться аммиачным раствором азотнокислого серебра (Бимент, Лис, Уигглсуорз).

Тип *Periplaneta* (Ричардс, Гленн, Андерсон, 1942). При помощи электронного микроскопа в эпикутикуле таракана *Periplaneta americana* можно различить два слоя, на которых, вероятно, откладывается склеротин (о чем будет сказано ниже). Наружный слой прозрачный, устойчивый к кислотам, толщиной 0,02—0,03 μ; внутренний—более толстый. Возможно, что свойствами эпикутикулы в основном обладает наружный слой.

Тип *Sarcophaga*. Эпикутикула также состоит из двух слоев, но они были выявлены совсем другими способами. Внутренний слой (толщина его примерно 5 μ) у личинки имеет светлоянтарную окраску, в нем заметна легкая исчерченность, перпендикулярная поверхности тела. Этот слой при окраске по Маллори либо окрашивается в красный цвет, либо остается неокрашенным. Он содержит *ароматические вещества* (дает положительную миллонову реакцию) и *полифенолоксидазу*. Наружный слой представляет собой очень тонкую пелликулу, окрашивающуюся в синий цвет при окраске по Маллори и черным суданом (Деннелл, 1946—1947). В настоящее время еще невозможно установить гомологичные части в эпикутикулах типа *Sarcophaga* и *Rhodnius*. В первой не найдено слоев, соответствующих восковому и цементному, и, кроме того, эпикутикула *Sarcophaga* не пронизана пористыми канальцами, обнаруженными у *Rhodnius*, и не содержит кожных желез.

Возможно, что при тщательном изучении покровов у других видов насекомых будут выявлены какие-либо иные типы строения эпикутикулы.

ЭКЗОКУТИКУЛА И ЭНДОКУТИКУЛА

Белок. Белок, содержащийся в экзо- и эндокутикуле, сходен с серицином, но не содержит такого большого количества серина, как последний (Трим, 1941). Из общего количества азота, содержащегося в покровах, 80% входит в состав белка и только 20%—в состав хитина. Твердость покрова также в большей степени зависит от содержания белка, чем хитина; поэтому, когда упоминают об очень твердых покровах, не следует называть их сильно хитинизированными, как это было принято раньше. Наличие хитина не определяет их твердости (Кэмпбелл, 1929). Однако незначительные колебания в содержании белка также не влияют на плотность покрова: покровы личинок *Tenebrio* и гусениц *Galleria*, элитры *Leptinotarsa* и пупарии мух *Muscidae* содержат примерно одинаковый процент белка. Не количество, а качество белка (может быть, степень его дубления) определяет твердость покрова (Лафон, 1943).

Структура этих слоев окончательно не установлена; они слагаются либо из растворимых в кислотах пластинок, состоящих из хитина и белка, поверх которых располагается хитин, бедный белком, или чистый хитин (Ричардс,

Андерсон, 1942), либо из чередующихся слоев хитина и белка (Френкель и Рэдолл, 1947). Возможно, однако, что такое чередование наблюдается лишь в экзокутикуле (Ричардс, 1947). Как и в эпикутикуле, белок дублен дифенолом.

Дифенол. Хинон (полученный путем окисления дифенола), который задубливает белок, повидимому, во многих случаях представляет собой ортохинон. В покровах насекомых многих видов были обнаружены аналогичные вещества. Так, например, из белых надкрылий только что слинявшего хрущака *Tenebrio* была выделена 3,4-диоксифенилуксусная кислота

OH
OH⟨ ⟩CH_3COOH,

повидимому, представляющая собой промежуточный продукт дубления (Шмальфус, Гейдер, Винкельман, 1929—1937), а из оотек таракана *Blatta*— протокатехиновая кислота (Приор с сотрудниками, 1946). Водные и спиртовые вытяжки из надкрылий (табл. 1) дают положительную реакцию на фенолы (Лафон, 1941).

Таблица 1

РЕАКЦИИ ВЫТЯЖЕК ИЗ НАДКРЫЛИЙ НАСЕКОМЫХ РАЗНЫХ ВИДОВ

Вид	Реакция с диазониевыми солями		Реакция восстановления по Фонтана	Зеленый цвет при реакции с хлорноклислым железом, переходящий в красный при добавлении NH_3
	бензидина	сульфаниловой кислоты		
Leptinotarsa decemlineata	+	+	+	+
Melolontha melolontha	+	+	+	+
Lucanus cervus . . .	+	+	+	±

Процесс затвердевания покровов сходен с дублением коллагена бензохиноном, иногда применяемым в промышленности. Однако из дальнейшего будет ясно, что в данном случае фенол играет более сложную роль.

Хитин. Количество хитина поразительно однородно в разных частях тела насекомых независимо от степени их твердости (табл. 2). Хитин встречается у насекомых и у некоторых грибов и представляет собой полисахарид, состоящий приблизительно из 18 остатков ацетилированного глюкозамина, связанных следующим образом:

CH_2OH O H NHR
H H H
H OH H OH H
—O— —O— H H —O— →
OH H H H H
H NHR CH_2OH O

CH_2OH O OH NHR
—O— H
→ H H H
OH H H H H
H NHR CH_2OH O

Цепь хитина. R обозначает ацетильный остаток $COCH_3$

Таблица 2

СОДЕРЖАНИЕ ХИТИНА В ПОКРОВАХ РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ (Лафон, 1943)

Характер покрова	Содержание хитина, % от сухого веса	Характер покрова	Содержание хитина, % от сухого веса
Coleoptera		*Hemiptera*	
Элитры *Leptinotarsa*	32,2	Полуэлитры *Pyrrhocoris apterus*	27
» *Melolontha*	33,9	Полуэлитры *Cercopis sanguinolentus*	25
» *Lucanus cervus*	40	*Lepidoptera*	
» *Telephorus fuscus*	26,8	Кутикула гусеницы *Galleria mellonella*	33,7
» *Carabus catenulatus*	36,1	*Diptera*	
» *Tenebrio molitor*	29	Кутикула личинки *Calliphora vomitoria*	54,9
» *Dytiscus marginalis*	34,5	Пупарий *Calliphora vomitoria*	32,5
» *Hydrophilus piceus*	32,4	» *Lucilia sericata*	36,8
Вентральная сторона брюшка *Dytiscus*	34,7	» *Phormia regina*	35,1
Дорзальная сторона груди *Dytiscus*	34	*Orthoptera*	
Вентральная сторона брюшка *Tenebrio*	29,3	Кутикула *Bacillus gallicus*	32,5
Пронотум *Tenebrio*	28,80	» *Periplaneta americana* (по Кэмпбеллу, средние величины)	35
Кутикула личинки *Tenebrio*	28		
Пронотум *Melolontha*	33		
Кутикула личинки *Melolontha*	33,5		

Эти длинные цепи образуют мицеллы, расположенные параллельно оси кутикулярных волосков и обусловливающие, очевидно, двойное лучепреломление последних. При пропускании рентгеновских лучей эти мицеллы дают характерные картины интерференции.

Хитин нерастворим в воде, спирте, эфире, растворителях жиров, слабых кислотах, слабых и концентрированных щелочах. Он растворяется в концентрированных минеральных кислотах и дает при гидролизе глюкозамин, уксусную кислоту и полисахариды. Согласно некоторым авторам, он растворяется на холоду также в гипохлорите натрия и в безводной муравьиной кислоте. В растворах различных солей, например тиоцианата лития, хитин переходит в коллоидный раствор.

Хитин не разлагается под действием ферментов млекопитающих, но разлагается под действием ферментов некоторых насекомых (Шульце, 1922; Рамме, 1920) и особенно ферментов бактерий *Bacillus chitinovorus*, вызывающих распад хитина в природе. Хитиназа улиток также разлагает хитин.

Обнаружение хитина. Метод Кэмпбелла (1929). Небольшое количество исследуемого материала (1 *мг*) помещают в 3 *см* насыщенного раствора едкого кали и в небольшом баллоне, снабженном затвором Бунзена, постепенно нагревают до 160°. Температуру в 160° поддерживают в течение примерно 15 мин., затем раствору дают остыть. Если материал весь растворился, значит он не содержит хитина, если же вещество не растворилось, его промывают в 95-, 70-, 50- и 30-градусном спиртах, затем в воде и растворяют в 3-процентной уксусной кислоте. При добавлении к раствору капли 1-процентной серной кислоты выпадает беловатый осадок сульфата хитозана, который после тщательной промывки начинает окрашиваться бенгальским розовым.

На другой кусочек покрова, обработанный раствором едкого кали и промытый, наносится капля 0,2-процентного раствора иода в иодистом калии. Избыток раствора удаляют пипеткой и на исследуемый кусочек наносят каплю 1-процентной серной кислоты. Появляется темнолиловая окраска, исчезающая при добавлении 75-процентной серной кислоты, которая растворяет также весь образец.

Если этот раствор разбавить и затем хранить во влажной атмосфере, то через несколько дней на дне сосуда появятся белые шарики сульфата хитозана, окрашивающиеся бенгальским розовым и дающие в поляризованном свете черный крест.

Реакция с диафанолом. Хитин можно также обработать диафанолом и оставить в темноте на один или несколько дней; при этом все вещества, кроме хитина, растворяются. Затем бесцветный остаток обрабатывают хлористым цинком и раствором иода в иодистом калии (как в реакции на целлюлозу); при наличии хитина появляется лиловая окраска (Шульце, 1923; Кох, 1932). Однако реакция эта неспецифична и часто не получается с хитином гусениц (Шульце, 1923).

По количественному определению у *Periplaneta americana* (Кэмпбелл, 1929) хитин составляет 60% эндокутикулы и лишь 22% экзокутикулы.

СОСТАВЛЯЕТ ЛИ ХИТИН ОСТОВ ПОКРОВА НАСЕКОМЫХ?

У некоторых насекомых покров на 60% состоит из хитина, а у других количество хитина составляет лишь 1,4% (у лугового мотылька *Loxostege*— Пеппер и Хастингс, 1943). При помощи электронного микроскопа можно обнаружить, что после обработки едким кали под давлением в хитине сохраняются лишь наиболее грубые анатомические особенности, тогда как расположение мицелл нарушается. Поэтому нельзя считать, что хитин образует остов покрова, на котором откладываются другие вещества. Кроме того, трахеи различных насекомых и крылья некоторых бабочек совсем не содержат хитина. Присутствие же особого белка, который придает прочность покрову, более постоянно и имеет большое значение. Поэтому наиболее вероятным представляется предположение, что покров насекомых, аналогично коже, состоит из дубленого белка, на котором часто откладывается различное количество хитина (Ричардс, 1947).

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ ПОКРОВА НАСЕКОМЫХ

Эпикутикула, часто образующая множество складок, иногда несет мелкие спикулы; она же покрывает кутикулярные сенсиллы.

Эндо- и экзокутикула пронизаны бесчисленными мелкими спиральными канальцами, называемыми *канальцами пор* или *пористыми канальцами*. Число их у таракана *Periplaneta* достигает 1 200 000 на 1 *мм*^{2} (до 5—6% объема всей кутикулы). Их расположение может быть различным, но часто они располагаются по сторонам многоугольников, соответствующих границам клеток. Считают, что в канальцах заключены нитевидные отростки клеток гиподермы, а вокруг отростков откладывается хитин. У *Periplaneta* эти канальцы содержат водянистую жидкость, растекающуюся под эпикутикулой. По мнению некоторых исследователей (Берлезе, 1909; Хольмгрен, 1902; Плотников, 1904), эти канальцы в дальнейшем закупориваются; быть может, это иногда и происходит, но у большинства насекомых канальцы остаются совершенно свободными (рис. 1). Наконец, у некоторых насекомых совсем нет пористых канальцев (*Culex*).

Эндокутикула образована пластинками, наложенными одна на другую; иногда эти пластинки соединены поперечными тяжами (Капцов, 1911);

Последние наблюдаются у некоторых жуков и, возможно, имеются также и у других насекомых.

Вблизи сочленений и межсегментарных мембран кутикула образует особенно много складок, что, вероятно, облегчает сгибание этих участков тела. У гусениц и взрослых насекомых других видов экзокутикула почти совсем отсутствует. Вся толща покрова состоит из эндокутикулы, непосредственно покрытой эпикутикулой. Эта особенность строения покрова находится в соответствии с его необычайной эластичностью. Так, личинка *Rhodnius*, насосавшись крови, может до такой степени раздуться, что в несколько минут ее вес превысит первоначальный в 10 раз (Уигглсуорз, 1933).

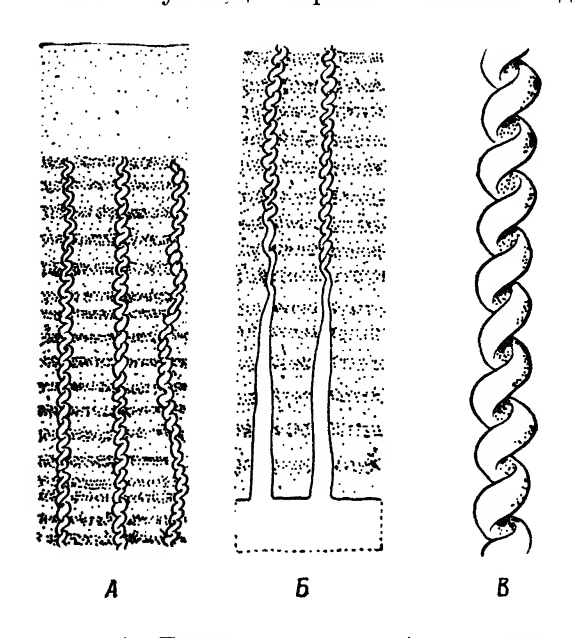


Рис. 1. Пористые канальцы (исследование при помощи электронного микроскопа).

А—эпи- и экзокутикула; *Б*—эндокутикула; *В*—каналец при более сильном увеличении. (Из Ричардса и Андерсона, 1942.)

Гиподерма состоит из одного слоя клеток, содержащих пигменты и различные включения. Она выделяет кутикулу и реагирует на стирание покрова мелкими полирующими порошками, хотя под микроскопом незаметно никаких повреждений кутикулы. Учитывая ничтожную ширину пористых канальцев (у таракана *Blatta* — 0,002 μ) и размер ориентированных молекулярных цепей, составляющих основную массу эпикутикулы, приходится допустить, что материал, из которого создается этот слой покрова, либо образуется не в гиподерме, а на самой кутикуле, либо проходит через канальцы в растворенном состоянии, а не в виде эмульсии (Уигглсуорз, 1946).

Кожные железы. Под кутикулой имеются многочисленные железы: восковые, лаковые, шелкоотделительные, пахучие и отпугивающие, которые будут подробно разобраны ниже (см. главу IV). У личинок, обитающих в воде, богатой известью, последняя откладывается под кутикулой (*Psychodidae*, *Pericoma*—Крюпер, 1930) или же образует наросты на поверхности покрова (*Stratiomyidae*, *Sargus*—Мюллер, 1925), составляя до 75% массы всего покрова. В последнем случае известь, повидимому, выделяется из мальпигиевых сосудов.

Массивные отложения извести, занимающие иногда третью часть элитр, встречаются на кутикуле надкрылий жуков скакунов (*Cicindelidae*) и златок (*Buprestidae*). Эти отложения, отсутствующие у только что вылупившихся насекомых, выделяются кожными железами; у *Cicindelidae*, лишенных кожных желез, не имеется отложений (Шульце, 1923).

Выпуклые орнаменты на элитрах указанных насекомых состоят из подобных отложений; возможно, что последние придают надкрыльям их блестящую металлическую окраску. Химическая природа этих отложений еще неизвестна, но известно, что они растворяются в 8-процентном растворе едкого кали при 60° за несколько дней (Штегеман, 1930). Высказывалось мнение, что сама эпикутикула представляет собой продукт выделения кожных желез; однако эта теория, по крайней мере в такой общей форме, повидимому мало обоснована (Кремер, 1920; Гасс, 1916; Шульце, 1923).

Другие выделения весьма загадочной химической природы встречаются у кукулок, придатки которых прикрепляются к телу вязким веществом, растворимым в воде и в спирте, по крайней мере, в начале куколочной фазы (куколки колорадского жука—Тоуэр, 1902). У двукрылых куколки окружают себя оболочкой, затвердевающей очень быстро и одевающей куколку в собственном смысле слова. Родственна ли эта мембрана кутикуле—пока не ясно.

ФИЗИОЛОГИЯ ПОКРОВА НАСЕКОМЫХ. ТРАНСПИРАЦИЯ ЧЕРЕЗ ПОКРОВ И ЕГО ПРОНИЦАЕМОСТЬ

Степень проницаемости кутикулы определяет образ жизни насекомого. Покровы наземных насекомых обычно слабо проницаемы для воды, однако физико-химические факторы, удерживающие воду в организме насекомого, пока еще не совсем выяснены.

ПРОНИЦАЕМОСТЬ ПОКРОВА

Эпикутикула некоторых насекомых не гидрофильна, а гидрофобна (муха *Psilopa petrolei*); конечно, это зависит от меньшего задубливания содержащегося в ней склеротина или меньшей насыщенности липидами; у жуков рогачей и плавунцов при стачивании верхних слоев покрова с удалением не только эпикутикулы, но и значительной части экзокутикулы непроницаемость покрова не нарушается сколько-нибудь заметным образом (Лафон, 1943). Однако этот случай является исключением; у большинства насекомых удержание воды в организме обеспечивается именно эпикутикулой. Этим объясняется тот факт, что гусеницы моли *Tineola*, покров которых очень тонок, так же устойчивы к высыханию, как и насекомые с массивным покровом (Мелленби, 1934). Кроме того, новая кутикула уже через несколько дней после линьки становится непроницаемой для воды, тогда как эндокутикула окончательно формируется лишь через несколько недель после линьки (*Rhodnius*, жужелицы—Уигглсуорз, 1933; Шпрунг, 1932).

В самой эпикутикуле главную роль играет ориентированный мономолекулярный восковой слой (см. выше). Этот поверхностный слой может постепенно стираться мелкими частицами пыли; следовательно, у молодых насекомых покров более непроницаем, чем у старых. Этим объясняется гибель насекомых при осыпании их порошком магнезии, которая, во-первых, удаляет воск, стирая его с покровов, а во-вторых, жадно поглощает воду и впитывает влагу, в данных условиях свободно проходящую через кутикулу. У почвенных насекомых, постоянно подвергающихся трению, кутикула легко проницаема. Однако если заставить щелкуна *Agriotes* провести линьку на вате, то покров его будет таким же непроницаемым, как и у любого другого насекомого (Уигглсуорз, 1945). Возможно также, что порошок магнезии действует не столько механическим трением, сколько дезорганизацией мономолекулярного воскового слоя, которая облегчает дальнейшее поглощение воска этим порошком (Бимент, 1945). Эффект действия порошка магнезии весьма различен у разных видов насекомых. Необходимо учитывать, что липоиды и воски могут располагаться над эпикутикулой в виде тонкого ориентированного слоя, связываясь с ее поверхностью или пропитывая ее целиком; кроме того, природа липоидов может быть весьма различной. Эти особенности влияют на действие стирающих порошков и объясняют наблюдающиеся аномалии (Деннелл, 1945). Эффективность контактных инсектисидов может возрастать под действием стирающих порошков, облегчающих их проникновение. Обычно устойчивый к ротенону, *Rhodnius* быстро погибает, если этот инсектисид смешивают со стирающим порошком (Уигглсуорз, 1945; Бимент, 1945). Токсичность инсектисидов зависит также от свойств вещества,

в котором они растворены: растворитель должен легко смешиваться не только с жирами и восками, но также и с водой; действительно, под восковой фазой эпикутикулы находится водная фаза экзо- и эндокутикулы; кроме того, показано, что пористые канальцы не кончаются у основания эпикутикулы, а проникают в глубь ее. Способность инсектисида смешиваться с водной фазой цитоплазмы, заполняющей канальцы, увеличивает его эффективность (Уэбб и Грин, 1945).

Восковой слой эпикутикулы у таракана *Periplaneta orientalis* играет большую роль в регуляции испарения. Легко установить, что капля воды, нанесенная на покров таракана, испаряется гораздо медленнее, чем капля того же объема, помещенная рядом на стекле. Под микроскопом поверхность его покрова переливается радужными цветами, доказывая, что в нем имеется мономолекулярный слой какого-то вещества: это воски эпикутикулы, которые оказывают большое влияние на способность покрова к испарению воды. Если постепенно нагревать таракана, то до 30° потеря воды будет очень слабой; выше этой температуры испарение становится очень сильным и насекомое быстро погибает: восковой слой при температуре выше 30° разрушается или испаряется, и поэтому пары воды могут беспрепятственно выходить из тела насекомого (Рамсей, 1935). Из дальнейшего изложения будет ясно, что при температуре выше 30° гибель насекомого ускоряется также потому, что вода испаряется не только через покровы, но и через дыхальца при дыхании. Сложные приспособления, закрывающие дыхальца, предохраняют организм от испарения воды и остаются открытыми лишь в течение времени, необходимого для осуществления функции дыхания. Однако при температуре выше 33° (Хазельхоф, 1927) дыхальца остаются все время открытыми, и поэтому испарение еще более усиливается. Повидимому, для всех насекомых существует критическая температура, выше которой степень испарения резко увеличивается (Уигглсуорз, 1945; Лис, 1947).

ТРАНСПИРАЦИЯ

Несмотря на относительную непроницаемость кутикулы насекомых, в ряде случаев у них можно установить наличие заметной транспирации через покровы. Лучшая методика наблюдения заключается в следующем: тело насекомого покрывают раствором коллодия, смешанным с раствором безводного хлористого кобальта в абсолютном спирте. Эта соль, имеющая голубую окраску, становится розовой в тех местах, куда вследствие транспирации попадают пары воды (Эдер, 1942). В этом отношении наблюдается большое различие между разными отрядами насекомых.

Саранчевые. *Phasgonuridae*. Транспирация очень сильна и происходит главным образом через стенку торакса. У *Pholidoptera griseoaptera* транспирация настолько интенсивна, что на поверхности его груди конденсируются капельки воды (Реген). Согласно нашим наблюдениям, каждая половозрелая самка стадной саранчи при 35° выделяет около 10 *мг* воды в 1 час. Это составляет 10 *л* воды на 1 млн. особей (в эти данные не входит количество воды, выделяемое с экскрементами); стая саранчи состоит из многих миллионов особей. Ужасающая прожорливость стадной саранчи, может быть, обусловливается тем, что ей необходимо восстановить нормальное содержание воды в организме путем поглощения сочных кормов. Возможно, что ее ненасытный аппетит в действительности представляет собой неутолимую жажду.

Сверчковые (*Gryllidae*) и уховертки (*Forficulidae*). Транспирация очень слабая.

Палочники (*Phasmidae;* например, ***Carausius*).** Транспирация отсутствует.

Полужесткокрылые (*Hemiptera—Homoptera* и *Heteroptera*). Транспирация, как правило, сильная.

Жесткокрылые (*Coleoptera*), перепончатокрылые (*Hymenoptera*), гусеницы бабочек, личинки веснянки *Perla* и муравьиного льва *Myrmelon*. Транспирация отсутствует (Эдер, 1942).

Водяные насекомые. Кутикула водяных насекомых обычно относительно проницаема, но степень проницаемости у разных видов, даже очень близких, крайне различна; вода и прижизненные красители легко проходят через кутикулу личинок одних видов *Chironomidae* (*Ch. plumosus*) и не проходят через кутикулу некоторых других видов (*Ch. gregarius*), а также личинок *Corethra*. Толщина кутикулы у *Chironomidae* 7 μ, а у коретры—лишь 1,5—3 μ, поэтому эти свойства нельзя связать с толщиной покрова. Под действием соды и диафанола непроницаемые покровы становятся проницаемыми. Это заставляет предполагать, что на проницаемость покрова влияют химические, а не механические факторы. Поверхность тела личинок мух непроницаема, тогда как покров анальных папилл пропускает воду и соли (Уигглсуорз, 1933—1936).

ОКРАСКА ПОКРОВА НАСЕКОМЫХ

МЕТАЛЛИЧЕСКАЯ ОКРАСКА

Блестящая металлическая окраска, наблюдаемая у многих насекомых, зависит большей частью от явлений интерференции, во многих случаях еще мало изученных. У златок (*Buprestidae*) подобная окраска обусловливается

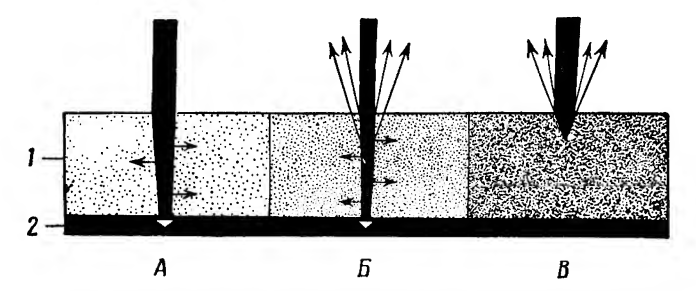


Рис. 2. Схема, иллюстрирующая поглощение, рассеяние и отражение света в гиподерме стрекоз *Aeschna* и *Agrion*.
Толстые стрелки, перпендикулярные поверхности гиподермы, изображают направление падающего луча света; тонкие стрелки—отражение и рассеяние света; белые треугольники—лучи, поглощенные пигментом, расположенным под гиподермой. *1*—гиподерма; *2*—пигмент; *А*—лиловая или темносиняя окраска покрова; *Б*—светлосиняя окраска покрова; *В*—беловатая окраска покрова. (Из Беккера, 1941.)

наличием на поверхности надкрылий мелких гранул, поглощающих и отражающих (подобно эозину) лучи двух разных длин волн; зеленые надкрылья благодаря отражению кажутся красными (Гасс, 1916). Однако чаще всего явление это происходит вследствие расслоения кутикулы на очень тонкие пластинки, наложенные друг на друга и разделенные веществом с другим коэффициентом преломления. Очень тонкая исчерченность, имеющаяся на этих пластинках, изменяет свойства отражаемого света. Среди обладающих металлической окраской чешуек бабочек можно различить два типа: 1) тип *Morpho*—пластинка чешуйки морщинистая, с косыми параллельными бороздками; 2) тип *Urania*—верхняя пластинка гораздо толще, более или менее ровная

и состоит из очень тонких листочков (Зюфферт, 1924). При помощи электронного микроскопа удалось уточнить строение покровов, имеющих металлическую окраску (Шмидт, 1942—1943; Киндер и Зюфферт, 1942—1943). Однако чтобы объяснить синюю окраску некоторых насекомых, например стрекоз, приходится прибегать к аналогии со свойствами диффракции мутной среды, в которую погружены коричневатые гранулы (рис. 2).

Все эти особенности представляют скорее морфологический, чем физиологический интерес, поэтому нам представляется нецелесообразным останавливаться на их описании.

ПИГМЕНТЫ

Количество пигментов, вырабатываемых в организме насекомых, очень велико; химическая природа многих из них еще не ясна, и поэтому мы дадим описание лишь наиболее важных пигментов.

МЕЛАНИНЫ И МЕЛАНИЗАЦИЯ

Меланины представляют собой азотсодержащие коричневато-черные или красновато-черные пигменты, широко распространенные среди насекомых и обычно локализованные в толще эпикутикулы в виде аморфных масс. Они нерастворимы в воде и в органических растворителях, растворимы в щелочах и в концентрированной горячей серной или азотной кислоте.

Химическое строение меланинов точно еще не известно, но в настоящее время установлены некоторые существенные этапы меланогенеза. Последний состоит из серии реакций, некоторые звенья которой уже выяснены. Тирозиназа действует на тирозин (или допа-оксидаза—на диоксифенилаланин, или же близкие ферменты—на моно- или дифенолы).

Под действием тирозиназы к тирозину присоединяется вторая гидроксильная группа:

CH_2—CH(NH_2)COOH, OH → CH_2—CH(NH_2)COOH, OH, OH

Тирозин → Допа

Получается диоксифенилаланин, или *допа* (Блох). Это соединение встречается в кутикуле насекомых в естественных условиях вместо тирозина. Окисление продолжается по следующей схеме:

CH_2—CH(NH_2)COOR, O → OH, OH, CH_2, CH—COOH, NH → O, O, CH_2, CH—COOH, NH →

3, 4-Хинон фенилаланина

5, 6-Диоксидигидроиндол-2 карбоновая кислота (путем молекулярной транслокации)

Хинон предыдущей кислоты; красное вещество или галлахром. Первый видимый продукт реакции

→ OH, OH, CH, CH, NH →

5,6-Диоксииндол

Это соединение, мгновенно окисляющееся, является непосредственным предшественником меланина. Последний получается путем удаления 2H и присоединения O.

Тирозиназа действует на все монофенолы, способные образовать ортодифенолы. По отношению к некоторым она ведет себя как простая дегидраза, и ее действие зависит от предварительного действия полифенолоксидазы (Онслоу и Робинзон, 1928). Отмечали также, что меланины не содержат кислотных групп. Тирозин должен быстро декарбоксилироваться; действительно, он освобождается от CO_2 в начале процесса меланизации.

Таким образом, этот процесс зависит от наличия трех факторов: субстрата, ферментной системы и кислорода. Как распространение, так и роль этих факторов хорошо изучены.

Субстрат. Кристаллический тирозин был выделен из личинок мухи *Lucilia caesar* (Жессар, 1911). Кашица из молодых особей саранчи вызывает меланизацию раствора допа, но не действует на раствор тирозина. У этого насекомого меланиновые пигменты образуются из допа, окисляемого в дальнейшем под действием допа-оксидазы (Шовен). 3,4-Диоксифенилуксусная кислота (см. выше) была выделена из надкрылий *Tenebrio molitor*, *Cetonia aurata* и *Melolontha hippocastani*, а допа—из *Melolontha melolontha* и саранчевых (Шмальфусс, 1929—1937). У *Tenebrio* содержание названной кислоты с возрастом быстро увеличивается; но, кроме нее, имеются также и другие феноловые субстраты, которые, возможно, обусловливают почернение, наблюдающееся после смерти насекомого. Последнее явление необходимо отличать от физиологического почернения, происходящего после линьки и не сопровождающегося почернением крови. Низкая температура, свет лампы Вуда и серная кислота тормозят процесс физиологического почернения, но он не зависит от влажности и окраски окружающей среды. Повышение температуры до 32° ускоряет процесс почернения, а кровопускание изменяет общую окраску тела.

Фермент присутствует во всех тканях организма насекомого, и развитие меланистического рисунка зависит в основном от распределения субстрата: если надкрылья колорадского жука сразу же после линьки погрузить в тирозин, они становятся равномерно черными, а при погружении в раствор тирозиназы их рисунок не изменяется (Гортнер, 1911). То же самое было обнаружено на крыльях бабочек (Онслоу, 1921; Рейхельт, 1926). Некоторые авторы считают, что меланогенез регулируется гормонально.

Ферментная система. Тирозиназа была обнаружена у *Tenebrio* (Бидерман, 1898), *Lucilia caesar* (Девитц, 1918), *Cicada*, *Leptinotarsa* (Гортнер, 1910), *Dytiscus* (Порт, 1908) и у многих других насекомых. Ее присутствие установлено в самых различных органах. Если надкрылья колорадского жука нагревать в течение нескольких минут до 70°, то тирозиназа в них инактивируется и процесса меланизации не происходит. У дрозофилы (Деннелл, 1943) комплекс тирозиназы состоит из трех ферментов: монофенолазы (I), превращающей тирозин в допа; дифенолазы (II), превращающей последнюю в красный галлахром, и неизвестного фермента (III), превращающего галлахром в меланин. Фермент II представляет собой купропротеин. Фермент III от него резко отличается. У некоторых линий дрозофил нет фермента III. В коже молодых кроликов присутствует лишь фермент I, и тирозин расщепляется им только до красного пигмента, чернеющего на воздухе вследствие самоокисления.

Кислород. Куколки мух *Musca* (Девитц, 1902) и *Calliphora* (Френкель, 1935) чернеют только на воздухе, причем кислород должен проникнуть в трахеи; соприкосновения покрова с кислородом недостаточно (Френкель, 1935). Прекращение кровообращения также тормозит почернение. Для того чтобы произошло почернение мучного хрущака, нужно, чтобы в воздухе было не менее 2% кислорода. Почернение может начаться при содержании кислорода ниже обычного, но для продолжения этого процесса необходимо содержание кислорода выше нормального.

Физиологическая роль меланинов. Высказывалось предположение, что меланины играют роль противоядия по отношению к токсическим феноловым соединениям, вырабатывающимся в организме. Повидимому, они отлагаются в тех местах, где обмен особенно интенсивен, например в местах прикрепления мышц. У маток ос меланины образуют кольца в местах, подвергающихся механическому трению. У меланистических рас бабочек, часто наблюдаемых в окрестностях больших городов (что заставляет думать об интоксикации насекомых дымом заводов и фабрик), содержание в организме субстрата (а не оксидаз) выше, чем у нормальных рас.

ОММИНЫ И ОММАТИНЫ

Беккер (1939) экстрагировал из растертых голов амбарной огневки (*Ephestia kühniella*) два новых пигмента, которые он назвал *омматином* и *оммином*.

Локализация и гистохимическое определение. Эти пигменты находятся в гиподерме: омматины в виде желтовато-коричневых гранул, а оммины — темнолиловых. Омматины легко отличить от меланинов, так как они обычно светлее; оммины же почти всегда путали с меланинами. Различие между меланинами, омминами и омматинами показано на следующей схеме:

Пигмент растворим в разведенных кислотах и щелочах	Растворение пигмента в соляной кислоте сопровождается галохромией	Омматин	Не восстанавливает фелингову жидкость; флуоресцирует лишь в кислой среде
		Акридиоксантин	Восстанавливает фелингову жидкость; флуоресцирует во всех растворах
	Растворение пигмента в соляной кислоте не сопровождается галохромией	Оммин	Темнолиловый пигмент становится in situ желтым при добавлении следов нитритов; если промыть и добавить гипосульфит, гранулы становятся красными; не флуоресцирует при любом pH
Пигмент нерастворим в разведенных кислотах и щелочах, но растворим в концентрированных		Меланин	Гранулы светлеют при добавлении гипосульфита натрия и темнеют при добавлении следов нитрита натрия; пигмент чаще отлагается в виде аморфных пластинок в толще хитина

Химические свойства омматинов. Омматины, обнаруженные, например, в яйцах дрозофил, встречаются в более или менее восстановленной форме и связаны со склеропротеиновым субстратом. Одной из важных особенностей является их способность к восстановлению; восстановленная форма имеет темнокрасный цвет и под действием кислорода воздуха может снова окислиться в желтую форму. Кроме того, омматины обладают свойством *галохромии*, т. е. способностью растворяться, не изменяясь, в концентрированных минеральных кислотах, причем раствор приобретает окраску от темнокрасной до сине-фиолетовой. При исследовании рефрактометром Пульфриха при разных длинах волны пигмент дает три кривые, имеющие характерную форму.

Омматины устойчивы к кислотам и неустойчивы к щелочам; при рН 9 и обычной температуре последние вызывают необратимое изменение окраски. Флуоресценция наблюдается лишь при растворении в концентрированных минеральных кислотах (еще одна характерная особенность). Иногда пигмент кристаллизуется; согласно Беккеру, он представляет собой соединение крепкого основания и крепкой кислоты. Однако это еще не установлено (Шовен, 1944).

Химические свойства омминов. Некоторые химические свойства омминов уже были упомянуты. Молекулы этого пигмента крупнее молекул омматинов и, в противоположность последним, не способны к диализу. Эти пигменты образуются из восстановленной формы омматинов, стабилизированной полимеризацией и очень медленно окисляющейся при обычной температуре. Галохромия у них не так ясно выражена, как у омматинов. Очень интересно, что приближенный химический анализ дает результаты, сходные с получаемыми при анализе меланина.

Оммины и омматины по химическим свойствам близки к *кинуренину*, или *кинурениновой кислоте*—веществу, обнаруживаемому в моче собак после инъекции триптофана. Кроме того, введение раствора кинуренина в куколку дрозофилы и амбарной огневки вызывает явное потемнение окраски глаз; тот же результат получается при подмешивании пигмента к пище личинок.

Распространение омминов и омматинов еще не достаточно изучено, но, повидимому, они распространены очень широко. Оммины обнаружены не только в глазах, но и в покровах насекомых; они найдены в глазах и выделениях бабочек *Vanessa* (Линден), а также у стрекоз (коричневый и красный пигмент). У синих стрекоз окраска тела зависит от наличия в гиподерме омматина; цвет омматина изменен расположенными в глубине очень мелкими гранулами, сцементированными в жидкости, которая становится мутной и синеет. Беккер считает, что коричневый пигмент саранчевых и палочников близок к омматинам, но его точка зрения встречает возражения.

АКРИДИОКСАНТИН

Этот пигмент широко распространен у саранчевых, кузнечиков *Tettigoniidae* и богомолов *Mantidae* в виде коричневых гранул, расположенных в гиподерме. Эти гранулы приобретают красновато-фиолетовый оттенок под действием восстанавливающих веществ и кислот и мгновенно растворяются в слабых спиртах и крепких или слабых щелочах (например, растворе хлористого лития), окрашивая раствор в коричневый цвет. Если же спирт содержит следы минеральной кислоты, то раствор становится красным. Обычная гистологическая обработка на них не действует, и на срезах они остаются неизмененными. Гранулы акридиоксантина легко окисляются. Если участок покрова саранчевого, окрасившийся в красный цвет под действием гидросульфита, погрузить в воду, насыщенную кислородом, то кутикула снова приобретает нормальную окраску. Действием восстанавливающих веществ окраску кутикулы можно вновь превратить в красную и повторять этот процесс несколько раз. Восстановленная форма пигмента нерастворима в воде. В присутствии щелочей акридиоксантин нерастворим в спирте. Пигмент, растворенный в подкисленном спирте, осаждается эфиром. Если осадок перенести в воду, он растворится и окрасит раствор в желтый цвет; при добавлении к такому раствору кристалла гидросульфита мгновенно появляется ярколиловая окраска. Пигмент во всех этих растворах легко флуоресцирует: зеленым—в спирте с кислотой, зеленовато-желтым—в воде, светлоголубым—после добавления гидросульфита. При добавлении к водному раствору сернистого газа и бисульфита через несколько дней появляется осадок в виде розовых хлопьев. Раствор пигмента из подкисленной воды можно перевести

в амиловый спирт, а из последнего—в водный раствор соды. Акридиоксантин, так же как и омматин, дает явление галохромии. В его спектре поглощения наблюдается полоса в сине-фиолетовой области спектра; в ультрафиолетовой области спектра ясных полос незаметно.

Беккер считает, что акридиоксантин представляет собой типичный омматин. Однако кривые, полученные при помощи рефрактометра Пульфриха, не похожи на кривые омматина; флуоресценция у акридиоксантина также начинается скорее. Кроме того, растворы этого пигмента в кислотах не стабильны: цвет их, вначале лиловатый, через несколько дней переходит в красный. Соответственно этому восстановление фелинговой жидкости, уже достаточно заметное у свежего раствора, через несколько дней становится более сильным. Превращение одной формы в другую можно ускорить подогреванием раствора в присутствии серной или соляной кислоты. Повидимому, пигмент представляет собой глюкозид.

Во всяком случае, акридиоксантин имеется у всех саранчевых; у стадной саранчи количество пигмента заметно снижается по сравнению с одиночной формой в последовательных поколениях саранчи. Большое количество пигмента содержится у *Phasgonuridae* и большого кузнечика; последний в растворе гидросульфита приобретает розовую окраску; то же наблюдается у палочника *Carausius morosus*. У богомолов пигмент находится лишь в определенных местах тела (сочленения ног, голова и т. д.). У прямокрылых *Gryllidae* и тараканов *Blattidae* его обнаружить не удалось.

ПТЕРИНЫ

Особые пигменты, называемые *птеринами*, впервые были обнаружены Шопфом, Виландом, Беккером и их сотрудниками (1933—1939) в крыльях бабочек; раньше эти пигменты путали с мочевой кислотой. Несмотря на близкое родство с группой пуринов, эти пигменты представляют собой особую группу. Распространены они очень широко: их находили у перепончатокрылых, сетчатокрылых, двукрылых и полужесткокрылых. В крыльях бабочек они смешаны с другими родственными соединениями, например с *ксантином* и *аллоксантином*, обнаруженными в маточных растворах при получении птеринов из крыльев бабочек *Pieridae* (Пуррман, 1939; Шопф и Коттлер, 1939).

Лейкоптерин. Лейкоптерин бесцветен, точка плавления его не установлена. По химическим свойствам, растворимости и форме кристаллов он очень близок к мочевой кислоте. В отличие от последней, этот пигмент в щелочных

```
      NH — CO
      |    |
HN = C    C — NH — CO
      |    ||        |
      NH — C — NH — CO
```

Лейкоптерин

растворах не окисляется двуокисью марганца, а с углекислым натрием дает желтую соль натрия (соответствующая соль мочевой кислоты бесцветна). В щелочном растворе он дает синюю флуоресценцию. Этот пигмент был обнаружен у *Pieris brassicae*, *P. napi*, *Euchloe cardamines*, *Gonopteryx rhamni*, *Vespa crabro*, *V. germanica*, *V. vulgaris*, *Ichneumonidae*, *Sphegidae*, *Apidae*, *Cicadidae*, *Volucellidae* и др.

Ксантоптерин. Этот пигмент представляет собой желтый порошок, дающий характерную соль бария. Он флуоресцирует красным в кислых растворах и сине-зеленым или зеленым (цвета мха) в щелочных. При температуре

270° разлагается не плавясь. Под действием перекиси водорода или губчатой платины в кислой среде этот пигмент дает *лейкоптерин*. Он был выделен из *Gonopteryx rhamni*.

```
      HN—CO
      |   |
HN=C   C—N=COH
      |   ||    |
      HN—C—N—CH
```

Ксантоптерин

Эритроптерин. Красный пигмент, формула которого окончательно не установлена. Флуоресцирует фиолетово-синим в уксусной кислоте (ксантоптерин в тех же условиях флуоресцирует желтым). Красное овальное пятно на крыльях *Gonopteryx rhamni*, красная часть крыла *Colias edusa* и *Euchloe cardamines* содержат эритроптерин, локализованный у самок в окрашенном овальном пятне на крыльях, а у самцов распространенный по всему крылу.

Хризоптерин. Желто-оранжевый пигмент, в уксусной кислоте флуоресцирует синим. Был обнаружен у *Gonopteryx rhamni*.

ГИСТОХИМИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ВЫЯВЛЕНИЯ

Птерины находятся в клетках гиподермы в виде различно окрашенных гранул. Они обычно растворяются в аммиаке и в щелочах. Эти пигменты можно определять по их флуоресценции, помня, однако, что следует учитывать не первичную флуоресценцию, а флуоресценцию, появляющуюся после «демаскирующей» обработки некоторыми веществами, например уксусной кислотой.

Флуоресценция в щелочах	Синяя—*лейкоптерин* Зеленая (цвета мха) или голубая—*ксантоптерин* или *хризоптерин*
Флуоресценция в уксусной кислоте	Желтая—*ксантоптерин* Сине-фиолетовая—*эритроптерин* или *хризоптерин*

Интересно отметить, что, в отличие от меланинов, птерины встречаются в тех участках организма, где обмен веществ ослаблен: в дистальных частях конечностей, в утолщениях покровов и т. д.

К птеринам можно применять in situ мурексидную реакцию; например, если крыло бабочки в течение 20 мин. обработать газообразным хлором, то через несколько дней появится пурпурная окраска, характерная для мурексида. Реакцию можно значительно ускорить, если материал после обработки хлором подвергнуть действию газообразного аммиака (Форд, 1947).

К птеринам относятся также красные пигменты, обнаруженные у бабочек *Delias*. Одни из этих пигментов окрашиваются в желтый цвет под действием соляной кислоты и снова становятся красными при обработке аммиаком; другие под действием соляной кислоты желтой окраски не приобретают. Распространение этих пигментов в пределах рода *Delias* не совсем совпадает с обычными данными систематики (Форд, 1942).

РОЛЬ ПТЕРИНОВ

Было высказано мнение (Хопкинс, 1895; Уваров, 1938; Уигглсуорз, 1934), что птерины, так же как и мочевая кислота, представляют собой продукты обмена веществ. Однако их никогда не находили ни в мальпигиевых

сосудах, ни в экскрементах насекомых. Меконий только что вылупившихся белянок (*Pieridae*) также не содержит птеринов. Кошара и Гауг (1939) считают, что у позвоночных эти пигменты выполняют роль переносчиков водорода, подобно флавинам, к которым они близки по химическому составу и свойствам (Пуррман, 1944). Возможно, что у насекомых они выполняют ту же функцию.

ДРУГИЕ ЗАГАДОЧНЫЕ ПИГМЕНТЫ

Другие пигменты из крыльев бабочек еще не идентифицированы, например синий пигмент, обнаруженный в хитине чешуек бабочки *Nessaea obrinus* (*Nymphalidae*). Он переходит в зеленый при обработке крепкими кислотами и вновь делается синим под действием аммиака. Этот пигмент нерастворим в спиртах, слабо растворим в ксилоле (Шмидт, 1941). То же можно сказать о сине-зеленом или желто-зеленом пигменте из мембраны крыла бабочек *Papilio teredon* и *P. agamemnon*, также локализованном в хитине поверх гиподермального птерина (Шмидт, 1942).

ФЛАВИНЫ

Большая часть природных *флавинов* родственна рибофлавину, или 6,7-диметил-9-*d*-рибо-бензи-изоаллоксазину. Этот флавин, связанный с белками, играет важную роль в окислительно-восстановительных процессах. Исследования Гуревича (1937), затем Фонтэна, Дрилона и Бюснеля (1938) показали широкое распространение флавинов среди многих насекомых.

Флавины всегда обнаруживаются в мальпигиевых сосудах; они скопляются в виде оформленных элементов, иногда малозаметных и, повидимому, группирующихся вокруг ядра клеток. В просвете мальпигиевых сосудов их никогда не находят. Флавины флуоресцируют только после демаскирующей обработки уксусной кислотой, но иногда встречаются в свободном состоянии. У многих видов, главным образом у *Tenebrio*, *Ephestia* и *Dytiscus*, больше всего флавинов содержится в средней части мальпигиевых сосудов.

У гусениц шелкопряда *Attacus pernyi* количество рибофлавина с ростом регулярно возрастает, причем через месяц количество его превосходит исходную величину в 160 раз. Наибольшее количество рибофлавина было обнаружено у стадной саранчи: у взрослой формы на 1 *г* веса тела приходится 2,136 γ пигмента. У этого насекомого пигмент также накапливается в мальпигиевых сосудах в процессе роста.

В организм насекомого флавин поступает из пищи. Действительно, меньше всего этого пигмента содержится у насекомых, питающихся мукой (*Ephestia*, *Tenebrio* и *Gryllus*), кровью (*Rhodnius*) или разложившимися растительными остатками (*Cetonia*).

Если гусениц *Ephestia* выращивать на муке, просеянной при 60° и бедной флавином, то количество последнего в мальпигиевых сосудах значительно снижается. С другой стороны, подмешивая флавин к пище, можно увеличить его содержание в мальпигиевых сосудах в 200 раз. Однако у куколок крупных бабочек флавин продолжает накапливаться в мальпигиевых сосудах, несмотря на прекращение питания. В это время пигмент может поступать лишь из запасных веществ. Флавин, блокированный таким образом в мальпигиевых сосудах, не освобождается при голодании. Он не имеет также отношения к анаэробному дыханию личинок оводов (Гуревич, 1937). Наконец, рибофлавин, так же как и птерины, не удается обнаружить в экскрементах. Таким образом, мальпигиевы сосуды для флавинов служат почками накопления. Флавин встречается также в эмбриональной протоплазме яиц бабочек, причем ко времени вылупления гусеницы количество флавина возрастает.

Ядовитые железы перепончатокрылых содержат значительное количество этого пигмента.

Физиологическая роль флавинов. Рибофлавин ускоряет рост гусениц *Ephestia* (Бюснель) и необходим для развития различных насекомых, питающихся съестными припасами. Вант-Гоог (1935) считает, что этот пигмент необходим для роста дрозофилы *D. melanogaster*, однако Лафон утверждает противное.

Трэджер и Зубаров (1938) сообщали, что рибофлавин необходим для личинок комара *Aëdes aegypti*, а также для личинок мухи саркофаги. Рибофлавин, родственный птеринам (Виланд, Тартер и Пуррман, 1940), возможно, играет роль в обмене последних. Оба эти соединения образуются из птеридина.

Недавно у кольчатого шелкопряда (*Malacosoma neustria*) был обнаружен желтый пигмент (Бюснель, 1941), флуоресцирующий желто-зеленым и обладающий одновременно свойствами флавина и птерина. Рибофлавин и птерин обратимо восстанавливаются гидросульфитом.

Некоторые птерины по растворимости приближаются к флавинам. Подобно последним, они имеют высокий окислительно-восстановительный потенциал, а их лейко-производные способны к самоокислению. Это объясняет сходство физиологических особенностей витамина B_2 и некоторых птеринов (флуоресцианина). Однако у насекомых до сих пор не было обнаружено сходного влияния этих веществ на нервную систему и дыхание (Полоновский и Бюснель, 1946).

АНТРАХИНОНОВЫЕ ПИГМЕНТЫ

Эти пигменты имеют очень большое значение у полужесткокрылых, в особенности у кошенили.

Карминовая кислота (*Coccus cacti*) представляет собой (как это видно из ее структурной формулы) производное триоксиантрахинона. Строение ее боковой углеводной цепи окончательно не выяснено. Карминовая кислота— не глюкозид, так как эта цепь не отщепляется даже после сильного гидролиза. *Кермесовая кислота*, вырабатываемая червецом *Lecanium ilicis*, близка к карминовой. Она нерастворима в бензоле, эфире и хлороформе и растворима в спирте, эфире и горячей воде. Боковая углеводная цепь в ней заменена метоксильной группой (Паркин и Эверест, 1918; Бергман, 1934; Майер, 1935).

CH_3 O OH — $C_6H_{10}O_5$ COOH O OH
Карминовая кислота

CH_3 O OH — $COCH_3$ COOH O OH
Кермесовая кислота

OH O — CH_3 OH O OH
Цинодонтин

Из лаковой кошенили извлекали также *лаккаиновую* кислоту (Майер), из хермеса *Adelges strobi*—вредителя сосны *Pinus albus*—*стробинин* (Блаунт, 1936). Все эти еще мало изученные пигменты близки к карминовой кислоте.

Физиология. Хотя антрахиноновые пигменты и широко распространены в растительном мире, в пищеварительной системе кошенили нельзя обнаружить даже их следов. Тширш (1928) полагал, что эти пигменты в действитель-

ности выделяются мицетомами кошенили. Это предположение кажется вполне правдоподобным, так как многие грибы синтезируют вещества, имеющие формулу, близкую к пигментам полужесткокрылых. Примером может служить *цинодонтин*, вырабатываемый *Helmintosporium gramineum*. Возможно, что эти вещества вырабатываются грибами из восстанавливающих сахаров, имеющихся у равнокрылых в изобилии (медвяная роса). В этом случае близость химического строения упомянутых веществ становится вполне понятной.

АНТОЦИАНЫ И ФЛАВОНЫ

Антоцианы представляют собой глюкозиды, ядро которых (так же как и у флавонов) является производным фенилфенопирона. Пальмер и Найт (1924) считают, что они установили наличие этих пигментов у ряда полужесткокрылых; однако те цветные реакции, на которых они основываются, кажутся недостаточными для окончательного разрешения вопроса. Один флавон был выделен из крыльев бабочки *Melanargia galathea* (Томсон, 1926); ежа сборная (*Dactylis glomerata*), которой питается гусеница этой бабочки, содержит тот же флавон. В гемолимфе, покровах и яйцах тутового шелкопряда обнаружено обильное количество флавонов, попадающих в организм из листьев тутового дерева. Антоцианы из тычинок *Verbascum nigrum* переходят в организм личинки долгоносика *Cionus olens*, которая питается этим растением (Холланд, 1913).

КАРОТИНОИДЫ

Эти пигменты весьма широко распространены у насекомых; они локализованы в жирах гиподермы. Каротиноиды растворяются в растворителях жиров. Если каплю желтого раствора каротиноида в ацетоне выпарить и затем добавить сероуглерод, то получается розовый раствор. Если выпарить второй раствор, высушить осадок и добавить к нему небольшую каплю концентрированной серной кислоты, то получается раствор яркосинего цвета.

Красная окраска личинок колорадского жука, листоеда *Lina populi* и клопа-солдатика (*Pyrrhocoris*) вызывается сложной смесью каротиноидов. Так, у *Pyrrhocoris* красная окраска спины зависит от наличия в гиподерме ликопена (ликопен—пигмент, обнаруженный в томатах). Пигмент элитр божьей коровки (*Coccinella semipunctata*) представляет собой смесь α-, β- и γ-каротинов. Остальная часть тела содержит лишь следы каротиноидов. Крылья саранчевого *Oedipoda miniata* окрашены в яркокрасный цвет смесью β-каротина и ксантофилла, родственного капсантину. Синие крылья *Oedipoda coerulescens*, красные крылья *Oed. miniata*, *Acrotylis insubricus* и *Caloptenus italicus*, желтые крылья *Oedipoda aurea* содержат каротин, связанный с белками; различие в окраске зависит от способа связи или от типа белка (Окей, 1947). Каротиноиды придают окраску шелку, выделяемому тутовым шелкопрядом, пчелиному воску и прополису, собираемому пчелами. В пчелиный воск каротиноиды попадают из пыльцы цветов (Тишлер, 1940). У саранчи жировое тело окрашено α-каротином, а покров молодой взрослой формы—ксантофиллом. Если личинок этого насекомого кормить смесью картофеля и пшеничной муки, не содержащей каротиноидов, то покров взрослых форм приобретает сероватую окраску вместо розовой, а жировое тело остается совершенно белым (Шовен, 1941). Желтая окраска гемолимфы гусениц капустницы зависит от наличия в ней тараксантина, α- и γ-каротинов и следов ксантофилла. Эти пигменты окрашивают также коконы ее паразита *Microgaster glomeratus* (Манунта, 1941).

Маловероятно, что каротин служит для насекомых источником витамина (провитамин А), так как имеющиеся до настоящего времени данные

показывают, что насекомые в этом витамине не нуждаются. В настоящее время не установлено, имеют ли эти пигменты физиологическое значение или же представляют собой продукты выделения. Высказывалось мнение (Манунта, 1941), что снижение количества каротиноидов в гемолимфе гусениц белянок с момента линьки до момента окукливания объясняется превращением этих пигментов в витамин А, но это представляется весьма сомнительным.

ГЕМОГЛОБИН

Этот пигмент имеется лишь у хирономусов (*Chironomidae*); простетическая группа этого пигмента у них такая же, что у млекопитающих. Глобин слишком мало изучен, чтобы его можно было сравнивать с глобином высших животных. Гемоглобин хирономусов, как будет видно из дальнейшего, функционирует в иных условиях, чем гемоглобин позвоночных.

ЗЕЛЕНЫЕ ПИГМЕНТЫ

Вопрос о зеленых пигментах насекомых—один из наиболее запутанных в энтомологической литературе. Многие авторы исследовали неочищенные продукты, полученные из содержимого кишечника, неправильно используя спектроскопию. Другие получали нарушения образования пигмента при кормлении зеленых насекомых пищей, лишенной хлорофилла, и делали заключение о родстве зеленых пигментов с хлорофиллом и о пищевых веществах как их источнике. В действительности материалы для образования этих пигментов, а также и для образования антрахинона получаются из пищи, но не имеют ничего общего с хлорофиллом (Юнге, 1941).

Зеленый пигмент гусеницы сиреневого бражника (*Sphinx ligustri*), кузнечиков *Tettigonia viridissima* и *T. cantans*, *Meconema varium* и *Dixippus morosus* экстрагируется водой. Он не способен к диализу и осаждается насыщенным раствором сернокислого аммония. Пигмент разрушается под действием спирта, причем осаждается альбумин, а в растворе остается *глаукобилин*, дающий реакцию Гмелина и мало заметную флуоресценцию в смеси с ацетатом цинка и иода. Его спектр поглощения состоит из трех полос у 671, 501, 470 *мμ* (*Meconema varium*). Существует также каротиноид, частью находящийся в растворе глаукобилина, частью—в осадке альбумина. Этот каротиноид можно удалить промыванием в эфире. У кузнечиков *Phaneroptera* наблюдается такой же комплекс пигментов (Шовен, 1944).

Таким образом, окраска многих зеленых насекомых зависит от наличия не хлорофилла, а комплекса, состоящего из альбумина, глаукобилина и каротиноида. Можно допустить, что глаукобилин представляет собой продукт распада хлорофилла. Глаукобилин близок к желчным пигментам, которые, как известно, родственны, с одной стороны, гемоглобину, а с другой—хлорофиллу.

У клопов *Rhynchota* зеленые пигменты имеют совсем другой химический состав. Они содержат желтый элемент, состоящий главным образом из ксантоптерина, и синий, очень похожий на антоциан (*Nezara*, *Palomena*—Окей, 1947).

ПТЕРОБИЛИН

Зеленая окраска крыльев бабочек белянок зависит от хромопротеида, из которого можно выделить составную часть, окрашенную в синий цвет, растворимую в органических растворителях и дающую зеленую окраску при растворении в крепких щелочах и кислотах. Метиловый эфир этого пигмента по спектру и точке плавления сходен с метиловым эфиром глаукобилина.

Однако эти два соединения не совсем идентичны; птеробилин представляет собой изомер биливердина и дает реакцию Гмелина. Этот пигмент назвали *птеробилином* из-за его промежуточных свойств; он обнаружен у *Pieris brassicae*, *P. rapae*, *P. napi*, *Gon. rhamni*, *Catopsilia rurina* и *C. statira* и отсутствует у *Aporia crataegi* (Виланд и Тартер, 1940).

ИЗМЕНЕНИЯ ОКРАСКИ. ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

У насекомых (за исключением, быть может, коретры) нет хроматофоров с разветвленными отростками, имеющихся у ряда других членистоногих. Изменения их окраски обусловливаются передвижением пигментных гранул внутри клеток. В большинстве случаев этот процесс протекает очень медленно или же наблюдается лишь после линьки.

Температура. Температура является одним из важных факторов, вызывающих изменения окраски. Обычно при высокой температуре общий тон окраски светлеет, а при низкой—темнеет. У бабочек *Vanessa* действие различной

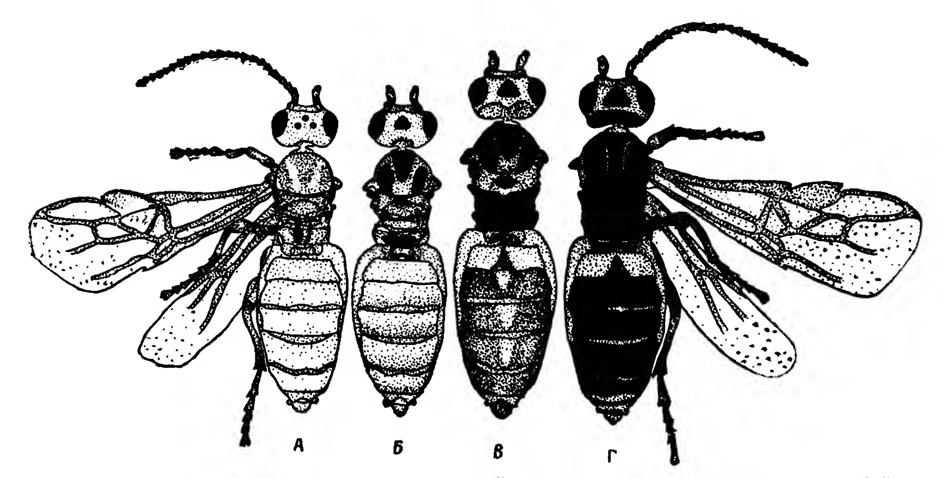


Рис. 3. Изменчивость степени черной окраски (меланизации) у особей *Habrobracon*, выведенных при различной температуре.
А—35°; Б—30°; В—20°; Г—16°. (Из Шлоттке, 1926.)

температуры на гусениц ранних стадий развития приводит к появлению форм *prorsa* и *levana*; те же изменения можно вызвать, нагревая и охлаждая только голову насекомого (Гирсберг, 1929). Последняя выделяет пигментообразующий гормон, о котором будет сказано ниже. *Habrobracon* приобретает более светлую окраску, если его развитие происходит при высокой температуре (Шлоттке, 1926); если самок *Habrobracon* подвергать воздействию крайних температур, то изменения передаются следующему поколению (рис. 3). У хищного клопа *Perillus* максимальное количество меланина и каротина наблюдается при 18—24°, а минимальное—при 29—35° (Найт, 1924).

Влажность. На окраску некоторых бабочек большое влияние оказывает влажность. Если крыло *Hestina*, находящейся в фазе куколки, подвергать действию высокой влажности, то у взрослой формы оно будет иметь окраску, характерную для сырого времени года. Другое крыло, остававшееся в сухом воздухе, наоборот, будет так же бледно окрашено, как и крылья бабочек в сухое время года (Мель, 1931). Однако необходимо иметь в виду, что в опытах Меля не были полностью исключены колебания температуры, сопрово-

ждающие изменение влажности. У одиночных личинок *Locusta migratoria* яркозеленая окраска развивается лишь в условиях очень высокой атмосферной влажности и при наличии сочной пищи.

Освещение. Наконец, очень важную роль играет свет. Давно известно, что куколки бабочек *Vanessa* и *Pieridae* имеют более светлую или темную окраску в зависимости от окраски фона (Поултон, 1890). Окраска куколок бабочек белянок определяется различным соотношением между содержанием меланина и белого пигмента гиподермы и зеленым фоном, образуемым глубже расположенными тканями. Если гусеницу в момент окукливания освещать желто-зеленым или оранжевым светом, то черный и белый пигменты исчезают и куколка приобретает зеленую окраску. Зеленая окраска передается следующему поколению (по крайней мере частично) тем лучше, чем большее число поколений подвергалось действию оранжевого света (Харриссон, 1928). Не приходится подчеркивать, какой большой интерес с точки зрения изучения наследственной передачи признаков могут представить углубленные исследования на таком доступном материале, как гусеницы белянок. Под действием ультрафиолетового света у белянок развивается черный пигмент. Те же результаты получаются с гусеницами бабочек *Vanessa*, но у них, кроме того, инфракрасные лучи подавляют развитие черного пигмента и стимулируют развитие белого—получаются беловатые куколки (Брехер, 1919—1924). То же самое наблюдается после покрывания глаз насекомого лаком (Поултон, 1890), но не после их выжигания. Может быть, у бабочек, так же как и у ракообразных, имеется гормон пигментации, выделяемый центром, расположенным близ глаз.

ВЛИЯНИЕ ЭНДОГЕННЫХ ФАКТОРОВ. ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ

Явления, наблюдаемые у палочника. У палочника в гиподерме имеется четыре типа пигментов: зеленый—глаукобилин, желтый—каротиноид (эти пигменты распределены в клетках гиподермы более или менее одинаково), коричневый—акридиоксантин и красно-оранжевый—каротиноид (последние два пигмента могут перемещаться, что является причиной изменений окраски, часто наблюдаемых у этого насекомого).

У палочника изменения окраски бывают двоякого рода: 1) ритмические изменения—потемнение ночью и посветление днем; их называют довольно неудачно *физиологическим изменением окраски*; 2) явления, сходные с гомохромией, при которых окраска меняется в зависимости от фона, температуры и влажности в течение более длительного времени, чем при ритмических изменениях окраски. Немецкие и английские авторы называют эти явления *морфологическими изменениями окраски*.

ЯВЛЕНИЯ ГОМОХРОМИИ

Коричневая окраска развивается под влиянием темного субстрата, сухости и высокой температуры; желтая—под влиянием высокой влажности, светлого субстрата, пищи, богатой липохромом, и умеренного освещения; зеленая—под влиянием оптимальных условий, умеренного освещения и хорошего питания. Окраска, приобретаемая насекомым, не зависит от длины волны видимого или ультрафиолетового света; она обусловливается главным образом контрастом между окраской субстрата и окружающей среды. Так, при покрывании лаком одного или обоих глаз насекомого окраска последнего не меняется, если же лаком покрывают нижнюю часть глаз, то окраска становится коричневой (Прибач, 1933). Если кормить растущего палочника морковью, то взрослые формы окрашиваются в желтый цвет; при кормлении

картофелем—в коричневатый. В полной темноте развиваются коричневые и зеленые особи; при очень высокой температуре (35°)—коричневато-красные; появление последних связано с покраснением акридиоксантина, который Гирсберг (1928) спутал с меланином. Окраска тела насекомого не только зависит от субстрата, но и передается по наследству. У палочников, выращиваемых в течение двух поколений на определенном субстрате или при освещении монохроматическим светом (Пржибрам и Брехер, 1920), окраска матери, повидимому, оказывает известное влияние на окраску потомства. Потомство «светлых» взрослых форм легче приобретает коричневую окраску, чем потомство «коричневых». Таким образом, порог реакции может быть снижен (Брехер, 1935). У тех видов палочников, у которых самцы встречаются не так редко, как у *Leptynia attenuata*, окраска самца также оказывает известное влияние на окраску потомства.

РИТМИЧЕСКОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ОКРАСКИ

Прежде всего необходимо отметить, что ритмические вариации окраски происходят в границах определенного цвета: коричневый цвет может становиться более светлым или более темным, но не превращается в зеленый (зеленая окраска не включается в ритм изменений). Суточный ритм, повидимому, имеется у всех палочников, хотя у молодых личинок он часто проявляется слабее. Иногда наблюдается обратная зависимость, например у *Donusa* ночью окраска светлее, чем днем. Дневная окраска появляется рано утром, когда свет еще слабый, а ночная—вечером, когда еще светло. Достаточно грозовых туч, покрывающих небо, чтобы насекомое приобрело ночную окраску, но для получения такого же результата в эксперименте необходима почти полная темнота. Циклические изменения окраски продолжаются некоторое время в полной темноте, а когда они исчезают, достаточно кратковременного освещения, чтобы они снова появились.

Экзогенные факторы, вызывающие периодические изменения окраски. Влажность оказывает наиболее четкое влияние и вызывает потемнение окраски насекомого через 30—60 мин. Сухость приводит к посветлению окраски насекомых, наступающему через такой же промежуток времени. Влажность вызывает потемнение светлой окраски, а сухость—посветление темной. Этот результат как будто противоречит приведенным выше данным по гомохромическим изменениям; однако необходимо вспомнить, что посветление происходит весьма медленно, и, для того чтобы оно осуществилось, необходим иногда целый период между линьками, тогда как потемнение наступает в течение 30—60 мин. Если «светлые» насекомые будут пить, то они станут «темными». Высокая температура вызывает посветление, низкая—потемнение окраски; если поместить палочника среди ряда изогнутых стеклянных трубок, по которым пропускается горячая и холодная вода, то на теле насекомого образуются последовательно расположенные светлые и темные полосы. Впрыскивание дестиллированной воды приводит к сильному потемнению насекомого; введение 1-процентного хлористого натрия не дает эффекта, а 2-процентный раствор его вызывает посветление. Таким образом, влияние изменения осмотического давления несомненно.

Повидимому, для изменений окраски, по крайней мере, происходящих под влиянием температуры, наркотиков и осмотического давления, не требуется вмешательства центральной нервной системы. Эти факторы, вероятно, действуют непосредственно на перемещение пигмента (об этом говорит опыт с холодными и горячими трубками). Однако другие изменения окраски, например связанные с изменениями влажности или цвета субстрата, происходят только при наличии органов чувств, лобных лопастей мозга, симпатиче-

ской нервной системы, а также органа, выделяющего гормон. Хроматический ритм в особенности связан с этими тремя факторами.

Участие органов чувств. Удаление глаз тормозит ритмические изменения окраски (Атцлер, 1931). В этом случае наблюдается параллелизм с явлениями, отмечающимися у ракообразных, у которых глазной стебелек (содержащий железистые органы), повидимому, также регулирует ритмические изменения окраски. Следовало бы выяснить, может ли пересадка глаз насекомому, лишенному этих органов, вызвать снова ритмические изменения окраски, подобно тому, как это происходит у ракообразных. Но простое покрывание глаз лаком не оказывает влияния на ритм.

Участие лобных лопастей мозга. При удалении лобных лопастей мозга (Атцлер, 1931) ритм изменения окраски полностью нарушается.

Участие гормона. Роль гормона в изменении окраски доказана опытами по пересадке участков покрова от «светлого» палочника «темному». Пересаженный участок подчиняется изменениям окраски хозяина, хотя гистологическое исследование показывает, что при этом не образуется никаких нервных связей. С другой стороны, можно поместить брюшко палочника во влажную камеру (влажность ведет к посветлению окраски), а голову оставить в сухом воздухе (вызывающем потемнение). В этом случае возникает «волна потемнения», направляющаяся от головы к концу брюшка. Лигатура, наложенная позади головы, прерывает продвижение этой волны, и брюшко остается светлым (если оно уже посветлело). Наконец, введение гемолимфы «темного» палочника «светлому» вызывает потемнение последнего.

Центр, вырабатывающий гормон. По мнению некоторых авторов (Атцлер, 1931), гормон вырабатывается дорзальной частью тритоцеребрума, но более вероятно, что его выделяют corpora allata или cardiaca или те и другие.

Известно, что пересадка corpora allata может вызвать изменение окраски. Если перерезать нерв, соединяющий эти образования с мозгом, то возникают гистологические изменения в органах и пигментация меняется; на тергитах брюшка появляются светлые пятна, никогда не наблюдающиеся у палочника. Однако результаты новейших исследований (Ханстрём, 1940; Томсен, 1943) заставляют признать значение и corpora cardiaca. Если креветок *Leander adspersus* ослепить путем перерезки глазных стебельков, то бо́льшая часть особей приобретет темнокрасную окраску. Впрыскивание экстракта из глазных стебельков вызывает в течение 10 мин. сокращение всех хроматофоров, что приводит к посветлению животного; впрыскивание вытяжки из corpora cardiaca *Carausius*, *Blatta*, *Tachycines* и *Calliphora* производит то же действие даже при введении ничтожных доз. Вытяжка из corpora cardiaca действует даже при разведении в $8 \cdot 10^7$ раз. Этот экстракт отличается от вещества, выделяемого синусовой железой, тем, что действует не на лейкофоры, а лишь на эритрофоры; однако из мозга можно выделить другое вещество, действующее на лейкофоры. Экстракты из corpora allata не оказывают влияния на хроматофоры (Браун и Меглитш, 1940).

ИЗМЕНЕНИЯ ОКРАСКИ СТАДНОЙ САРАНЧИ

У стадной саранчи также можно различать два типа изменений окраски.

Первый тип—*гомохромические изменения*. У *Locusta migratoria* окраска, повидимому, зависит от воспринимаемых их глазами различий между интенсивностью падающих и отраженных лучей. Желтая окраска развивается при наличии желтого субстрата; на черном и белом фоне получаются соответственно очень темные и очень светлые формы. Крайние области спектра—красная, синяя и фиолетовая—влияния не оказывают. Зеленый субстрат способ-

ствует развитию зеленой окраски у мигрирующей саранчи, но не действует на окраску *Locusta*. Кроме того, зеленая окраска стадной саранчи, так же как у палочника, подчиняется особым закономерностям, о которых будет сказано ниже. При гистологическом исследовании изменений окраски у этого насекомого не было обнаружено перемещения пигментных зерен, наблюдаемого у палочника. В данном случае окраска зависит от изменения количества меланина в экзокутикуле, зеленого пигмента в эндокутикуле и акридиоксантина в гиподерме.

Второй тип изменения окраски связан с *явлением фаз*. Как известно, Уваров в 1928 г. произвел переворот в понимании биологии саранчи, установив, что мигрирующая саранча может существовать в виде двух форм: одиночной, малоактивной, окрашенной в зеленый цвет, и стадной—весьма активной, окрашенной в черный, зеленый, желтый и красный цвета. Изолированные одиночные формы после нескольких линек превращаются в стадные, и наоборот. Каков же внутренний механизм этих превращений? У саранчи различают следующие явления (Шовен, 1941).

а) Изменение окраски молодых личиночных форм под влиянием скучивания (*личиночная стадность*). Эти изменения, повидимому, определяются зрительными и осязательными ощущениями. Личинка, изолированная в стеклянном сосуде, помещенном среди группы других особей, превращается в стадную форму. Она остается одиночной, если тот же опыт проводится в темноте. С другой стороны, группа одиночных форм и в темноте превращается в стадную форму.

б) Развитие желтой окраски у взрослого самца одиночной формы при содержании его вместе с другими особями (*имагинальная стадность*). Это явление связано с раздражением антенн. Перерезка антенн тормозит появление окраски, однако эти придатки, вероятно, непосредственно или косвенно влияют на выделение гормона, так как перерезка нервной цепочки не мешает развитию пигмента в участках, расположенных впереди или позади разреза.

в) Способность самки одиночной формы давать стадное потомство, если ее после оплодотворения слишком долго оставляют с самцом или другими особями саранчи (*половая стадность*). Достаточно самке пробыть несколько дней среди других особей, чтобы ее потомство состояло не из одиночных (светло-зеленых), а в основном из стадных (черных) форм.

г) Способность изолированных особей стадной формы в следующих поколениях давать возрастающее количество одиночных форм (*остаточная стадность*). Существует мнение, что остаточная стадность постепенно угасает. Это явление связано с мало изученными наследственными факторами; повидимому, в этом случае дело идет об изменчивости вследствие воздействия на организм в целом. Подобное явление, очевидно, широко распространено у насекомых. Мы уже упоминали о нем при описании куколок бабочек *Vanessa*, наездников *Habrobracon* и палочников. Возможно, что исследование этих явлений поможет выяснению вопроса о наследовании приобретенных признаков.

ЛИТЕРАТУРА

Atzler M., 1931. Untersuchungen über den morphologischen physiologischen Farbwechsel von *Carausius morosus*, *Z. vergl. Physiol.*, 505.

Beament J. W. L., 1945. The cuticular lipoids of insects, *J. exper Biol.*, **21**, 115—131.

Becker E., 1939. Ueber die Natur des Augenpigmentes von Ephestia kühniella, und sein Vergleich mit den Augenpigmenten anderer Insekten, *Biol. Zbl.*, **59**, 597—627.

Becker E., 1941. Ein Beitrag zur Kenntnis der Libellenpigmente, *Biol. Zbl.*, **61**, 588—602.

Becker E., 1942. Ueber Eigenschaften, Verbreitung und die genetisch Entwicklunggeschichte, Bedeutung des Pigment der Ommin- und Ommatingruppen bei den Arthropoden, *Z. Ind. Abstamm. Lehre*, **80**, 157—204.

Bergmann W., 1938. The composition of ether extractives of exuviae of the silkworm, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **31**, 315—321.

Berlese A., 1909. Gli Insetti, Milano.
Biedermann W., 1903. Geformte Sekrete, *Z. allg. Physiol.*, 2, 395—481.
Blount B. K., 1936. The chemistry of the insects, *J. Chem. Soc.*, 1241—1242.
Brecher L., 1919. Die Puppenfärbungen des Kohlweislings *Pieris brassicae*. IV. Wirkung sichtbarer und unsichtbarer Strahlen, *Arch. Entw. Mech.*, 45, 273—322; 50, 40—78.
Brecher L., 1923. Lichtbeeinflusste Schmetterlingspuppen und deren Nachkommen, *Z. Ind. Abstamm. Lehre*, **30**, 291—293.
Brecher L., 1924. Farbanpassung der Puppen durch das Raupenauge, *Arch. Mikr. Anat.*, **102**, 501—548.
Brecher L., 1935. Präinduzierte Veränderungen der Lichtreaktioschwelle für die Färbung der *Dixippus morosus*, *Anz. Akad. Wiss. Wien*, **72**, 167.
Brown F. A., Meglitsch A., 1940. A Comparison of the chromatophoric activity of insect corpora cardiaca with that of Crustacean sinus gland, *Biol. Bull.*, 409—418.
Busnel R. G., Drilhon A., 1941. *C. R. Soc. Biol.*, **135**, 1008.
Campbell F. L., 1929. The detection and estimation of insect chitin and the irrelation of chitinisation to hardness and pigmentation of the cuticula of the american cockroach *Periplaneta americana*, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **22**, 401—426.
Chauvin R., 1941. Contribution à l'étude physiologique du Criquet pèlerin et du déterminisme des phénomènes grégaires, *Ann. Soc. Entom. Fr.*, **110**.
Chauvin R., 1943. Une nouvelle méthode d'appréciation de l'effet de groupe chez les Acridiens migrateurs, *Ann. Soc. Nat. Zool.*, 5, 80—87.
Chauvin R., 1944. La théorie de Becker sur la nature de l'acridioxanthine, *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **69**, 264—268.
Danneel R., 1943. Melaninbildende Fermente bei *Drosophila melanogaster*, *Biol. Zbl.*, **63**, 377—394.
Dennell R., 1944. Hardening and darkening of the insect cuticle, *Nature*, **154**, 57.
Dennell R., 1945. Insect epicuticle, *Nature*, **155**, 545.
Dennell R., 1946. A study of an insect cuticle: the larval cuticle of *Sarcophaga falculata* Pand. (*Diptera*), *Proc. R. Soc.*, **B133**, 348—373.
Decker P., 1942. Ueber die Flügelpigmente der Schmetterlinge. 13. Nachweis und Bestimmung von Leukopterin, *Hoppe Seyler's Z.*, **274**, 223—300.
Dewitz J., 1917. Nochmals über die Entstehung des braunen Farbe gewisser Kokons, *Zool. Anz.*, **49**, 170—176.
Drilhon A., Busnel R. G., 1938. Sur la présence et la teneur en flavine des tubes de Malpighi des Insectes, *C. R. Acad. Sc.*, **207**, 92.
Eder R., 1940. *Zool. Jhrb., Physiol.*, **60**, 203.
Ford E. G., 1942. Studies in the chemistry of pigments in the *Lepidoptera*, with reference to their bearings on systematics. II. Red pigments of the genus *Delias*, *Proc. Entom. Soc.* **A17**, 87—93.
Ford E. G., 1947. A murexide text for the recognition of pterins in intact insects, *Proc. Entom. Soc.*, **22**, 72—76.
Fraenkel G. A., 1935. A hormone causing pupation in the blowfly, *Calliphora erythrocephala*, *Proc. R. Soc.*, **118**, 1—12.
Fraenkel G. A., Rudall K. M., 1940. A study of the physical and chemical properties of the insect cuticle, *Proc. R. Soc.*, **129**, 1—35.
Fraenkel G. A., Rudall K. M., 1947. *Proc. R. Soc.*, **134**, 111—143.
Gessard, 1911; см. Verne, 1926. Les pigments dans l'organisme, Paris, Doin.
Giersberg H., 1928. Ueber den morphologischen und physiologischen Farbwechsel der Stabheuschrecke *Dixippus morosus*, *Z. vergl. Physiol.*, **7**, 567—595.
Gortner R. A., 1911. The origin of the pigment and the color pattern in the elytra of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*, *Am. Natur.*, **45**, T43—55.
Gourevitch M. A., 1937. Sur le dosage de la flavine; la flavine chez les Invertébrés, *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **19**, 125—129.
Hanström B., Die chromatophoraktivierende Substanz des Insektenkopfes, *Lunds Iniv. Arsk.*, **36**, 1—20.
Harrisson J. M. H., 1929. Induced changes in the pigmentation of the pupae of the butterfly *Pieris napi* and their inheritance, *Proc. R. Soc.*, **B102**, 347—353.
Hass W., 1919. Ueber Metallfarben bei Buprestiden, *S. B. Ges. Naturf. Fr.*, Berlin, 923—943.
Hazelhoff E. H., 1927. *Z. vergl. Physiol.*, 5, 179—190.
Hollande A. C., 1913. Coloration vitale du corps adipeux d'un insecte phytophage par une anthocyane absorbée avec la nourriture, *Arch. Zool.*, **51**, 43—48.
Holmgren N., 1902. Ueber das Verhalten der Chitin und Epithels zu den unterliegenden Gewebearten bei den Insekten, *Anat. Anz.*, **20**, 4801.
Holmgren N., 1902. Ueber die morphologische Bedeutung der Chitin bei den Insekten, *Anat. Anz.*, **21**, 373—378.
Hopkins F. G., 1895. The pigment of the Pieridae, *Philos. Trans.*, **186**, 661—682.
Junge H., 1941. Ueber grüne Insektenfarbstoffe, *Hoppe Seyler's Z.*, **268**, 179.

Kapzov S., 1911. Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula bei Insekten, *Z. wiss. Zool.*, 98, 297—337.

Kinder E., Süffert F., 1943. Ueber den Feinbau schillernder Schuppen der Morphotyp, *Biol. Zbl.*, 63, 268—288.

Knight H. H., 1924. On the nature of the color pattern in the Heteroptera with data on the effects produced by temperature and humidity, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 17, 258—272.

Koch H., 1934. Essai d'interprétation de la soi-disant «réduction vitale» des sels d'argent par certains organes d'Arthropodes, *Ann. Soc. Sc. Bruxelles*, 54, 346—361.

Koschara W., Haug H., 1939. Ueber die physiologische Bedeutung des Uropterins, *Z. physiol. Chem.*, 259, 97.

Kremer J., 1920. Beiträge zur Histologie der Coleopteren mit besonderer Berücksichtigung der Fliegendeckengewebes und der auftretenden Farbstoffe, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 40, 105—154.

Krüper F., 1930. Ueber Verkalkungerscheinungen bei dipteren Larven und ihre Ursachen, *Arch. Hydrobiol.*, 22, 185—220.

Kühnelt W., 1928. Ueber den Bau der Insektenskelettes, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 22, 185—220.

Lafon M., 1939. Recherches sur quelques aspects du besoin qualitatif d'azote, Lons-le-Saunier, Declume.

Lafon M., 1941. Le puparium des muscides, Principaux constituants et évolution biochimique, *C. R. Acad. Sc.*, 212, 456—458.

Lafon M., 1943. Recherches biochimiques et physiologiques sur le squelette tégumentaire des Arthropodes, *Ann. Sc. natur.*, *Zool.* 5, 113—146.

Lees A. D., 1947. Transpiration and the structure of the epicuticle in ticks, *J. exper. Biol.*, 23, 411—579.

Manunta C., 1941. Sul metabolismo dei pigmenti carotinoidi nel bruco di cavolaia *Pieris brassicae* e nel suo endoparasito, *Microgaster conglomeratus*, *Atti Accad. Ital. Rendic.*, 8, 3, 151—153.

Mayer, 1935; см. Timon-David, 1941. Fragments de Biochimie Entomologique, *Ann. Fac. Sc. Marseille.*

Mell R., 1931. Die Trockenzeitform als Hemmungsercheinung (*Diagora nigrivena*) als Trockenzeitform von *Hestina assimilis*, *Biol. Zbl.*, 51, 187—194.

Mellanby K., 1934. Effects of temperature and humidity on the clothes moth larva *Tineola biseliella*, *Ann. appl. Biol.*, 21, 476—482.

Muller G. W., 1925. Kalk in der Haut der Insekten und die Larve von *Sargus cuprarius*, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 3, 542—566.

Okay S., 1947. Sur les pigments des ailes postérieures rouges et jaunes des Acridiens, *Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul*, B12, 1—8.

Okay S., 1947. Contribution à l'étude du pigment vert chez les Insectes, *Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul*, B12, 89—105.

Onslow H., 1921. *Philos. Trans. R. Soc.*, B211, 1—74.

Onslow U., Robinson, 1928; см. Timon-David, 1941. Fragments de Biochimie Entomologique, *Ann. Fac. Sc. Marseille*, 15.

Palmer L. S., Knight H. H., 1924. Carotin, the principal cause of the red and yellow colours *in Perillus bioculatus* and its biological origin from the lymph of *Leptinotarsa decemlineata*, *J. biol. Chem.*, 59, 443—449.

Palmer L. S., Knight H. H., 1924. Anthocyanin and flavone-like pigment as cause of red coloration in the Hemipterous families *Aphididae*, *Coreidae*, *Lygeidae*, *Miridae* and *Reduviidae*, *J. biol. Chem.*, 59, 451—455.

Parkin, Everest, 1918; см. Timon-David, 1941. Fragments de Biochimie entomologique, *Ann. Fac. Sc. Marseille*, 15.

Pepper J. H., Hastings E., 1943. Age variations in exoskeletal composition of the sugar beet mealworm, and their possible effect on membrane permeability, *J. Econ. Entom.*, 36, 633—634.

Плотников В. И., 1904. Ueber die Häutung und über die einigen Elemente der Haut der Insekten, *Z. wiss. Zool.*, 76, 333—366.

Plugfelder O., 1941. Tatsache und Probleme der Hormonforschung bei den Insekten, *Biol. gen.*, 15, 197—235.

Polonovski M., Busnel R. G., 1946. La biochimie des ptérines, Exposés annuels de Biochimie Méd., Masson, Paris.

Portes, 1908; см. Verne, 1921. Les pigments dans l'organisme animal, Paris, Doin.

Poulton E. B., 1890. The colours of animals, London.

Priebatsch I., 1933. Der Einfluss des Lichtes auf Farbwechsel und phototaxis von *Dixippus* (*Carausius*) *morosus*, *Z. vergl. Physiol.*, 19, 453—488.

Pryor G. M., 1940. On the hardening of the cuticle of insects, *Proc. R. Soc.*, B128, 393—407.

Pryor G. M., Russell P. B., Todd A. R., 1946. Protocatechnic and the substance responsible for the hardening of the cockroach ootheca, *Biochem. J.*, 40, 627—628.

Przibram H., Brecher L., 1920. Die Farbmodifikationen der Stabheuschrecke *Dixippus morosus*, *Anz. Akad. Wiss. Wien*, 57, 164.
Purrmann R., 1920. Xanthin als Pigmentbestandteil der Flügel von Pieriden, *Hoppe Seyler's Z.*, 260, 105—107.
Purrmann R., 1944. Ueber die Pigmentfarben der Schmetterlinge, *Forsch. und Fortsch.*, 20, 35—36.
Ramme N., 1920. Zur Lebensweise von *Pseudagenia* (*Hymenoptera*), *S. B. Ges. Naturf. Fr.*, 130—132.
Ramsay J. A., 1935. The evaporation of water from the cockroach, *J. exper. Biol.*, 12, 373—383.
Regen J., 1911. Untersuchungen über die Atmung von Insekten under Anwendung der graphischen Methode, *Pfüger's Arch.*, 138, 545—574.
Reichelt M., 1925. Schuppenentwicklung und Pigmentbildung auf den Flügeln von *Lymantria dispar* unter besonderer Berücksichtigung der sexuellen Dimorphismus, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 3, 477—525.
Richards G. A., Anderson T. F., 1942. Electron microscope studies of insect cuticle, with a discussion of the application of electronoptics to this problem, *J. Morphol.*, 71, 135—183.
Richards G. A., 1947. Studies on Arthropod cuticle, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 15, 225.
Schlottke E., 1926. *Z. vergl. Physiol.*, 3, 692—736.
Schmalfuss H., Busmann G., 1937. *Z. vergl. Physiol.*, 24, 493—508.
Schmalfuss H., Heider A., Winkelmann K., 1932. *Biochem. Z.*, 256, 188—193.
Schmidt W. J., 1941. Bemerkungen über der blauen Chitinfarbstoffe der Schuppen der Nymphalide *Nessaea obrinus*, *Zool. Anz.*, 136, 70—72.
Schmidt W. J., 1942. Ueber die Färbung der Flügelmembran bei *Papilio teredon* und *Papilio agamennon*, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 38.
Schmidt W. I., 1943. Die Mosaikschuppen der *Teinopalpus imperialis* ein neues Muster schillernder Schmetterlingschuppen, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 39, 176—216.
Schopf C., Kottler A., 1939. Zur Kenntnis des Xanthopterins, *Liebig's Ann.*, 539, 128—155.
Schopf C., Reichert R., Riefstahl K., 1941. Zur Kenntnis des Deucopterins, *Liebig's Ann.*, 548, 92—94.
Schulze P., 1913. Chitin and andere Cuticularstrukturen bei Insekten, *Deutsch. Zool. Ges. Verh.*, 165—195.
Schulze P., 1922. Ueber Beziehungen zwischen pflanzlichen und tierischen. Skelettsubstanzen und über Chitinreaktionen, *Biol. Zbl.*, 42, 488—494.
Schulze P., 1924. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 2, 643—666.
de Sinety R., 1901. Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes, *Cellule*, 19, 119.
Sprung F., 1932. Die Flügeldecken der Carabidae, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 24, 435—490.
Stegemann F., 1929. Ist die Insektencutikula wirklich einheitlich gebaut, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 50, 571—580.
Stegemann F., 1930. Die Flügeldecken der Cicindelidae, Ein Beitrag zur Kenntnis der Insektencutikula, *Z. Morph. Oecol. Tiere*, 18, 1—73.
Süffert, 1924. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 1, 171—306.
Thomson D. L., 1926. *Biochem. J.*, 20, 73—75; 1026—1027.
Tischler J., 1940. Ueber die Herkunft des gelben Farbstoffes des Bienenwachses, *Hoppe Seyler's Z.*, 267, 14—22.
Tower W. L., 1902. Observations on the structure of the exuvial gland and the formation of the exuvial fluid in Insect, *Zool. Anz.*, 25, 466—472.
Tower W. L., 1906. Observations on the changes in hypodermis and cuticula of Coleoptera during metamorphosis, *Biol. Bull.*, 10, 176—192.
Tower W. L., 1906. An investigation of the evolution in chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*, *Publ. Carnegie Inst.*, 48, 320.
Trager W., Subharov Y., 1938. The chemical nature of the growth factors required by Mosquito larvae, *Biol. Bull.*, 75, 75.
Trim A. R., 1941. Studies in the chemistry of insect cuticle. I. Some general observations on certain arthropod cuticles, with special reference to the characterization of the protein, *Biochem.* J., 35, 1088—1098.
Tschirsch, 1928; см. Timon-David, 1941. Fragments die Biochimie Entomologique, *Ann, Fac. Sc. Marseille*, 15.
Uvarov B. P., 1938. Locusts and grasshoppers, London,
Uvarov B. P., 1938. Insect nutrition and metabolism, *Trans. Am. Entom. Soc.*, 255—343.
Vant'Hoog E. G., 1935. *Z. Vitaminforsch.*, 4, 300.
Webb I. E., Green R. A., 1945. On the penetration of insecticides through the insect cuticle, *J. exper. Biol.*, 22, 8—20.

W i e l a n d H., P u r r m a n n R., 1939. Ueber die Flügelpigmente der Schmetterlinge. IV. Die Beziehungen zwischen Xanthopterin und Leucopterin, *Liebig's Ann.*, **539**, 179—187.
W i e l a n d H., P u r r m a n n R., 1940. Ueber die Flügelpigmente... 6. Ueber Leukopterin und Xanthopterin, *Liebig's Ann.*, **544**, 163—182.
W i e l a n d H. P u r r m a n n R., T a r t e r A., 1940. Ueber die Flügelpigmente... 9. Anhydroleucopterin und Purpuroflavin, *Liebig's Ann.*, **545**, 209—219.
W i e l a n d H., T a r t e r A., 1940. Ueber die Flügelpigmente... Ein Abbau von desiminoleucopterin, *Liebig's Ann.*, **543**, 287—292.
W i e l a n d H., T a r t e r A., 1940. Ueber die Flügelpigmente... 8. Pterobilin, der blaue Farbstoff der Pieridenflügel, *Liebig's Ann.*, **545**, 197—208.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1933. The physiology of the cuticle and ecdysis in *Rhodnius prolixus* (*Triatomidae, Hemiptera*); with special reference to the function of the oenocytes and of the dermal glands, *Q. J. microsc. Sc.*, **76**, 269—318.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1943. *Q. J. microsc. Sc.*, **83**, 141.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1943. *Proc. R. Soc.*, **B131**, 313.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1945. *J. exper. Biol.*, **21**, 97—114.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1947. *Proc. R. Soc.*, **B134**, 163—181.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1947. *Proc. Entom. Soc.*, **A22**, 65—69.
W i g g l e s w o r t h V. B., G i l l e t t J. D., 1936. *Proc. Entom. Soc.*, **A11**, 104—107.

Глава II

ЛИНЬКА И МЕТАМОРФОЗ

Периодическая *линька*—это одно из характерных явлений физиологии насекомых. Если линька сопровождается развитием признаков взрослой формы, она носит название *метаморфоза*. Значение линьки неясно; ее нельзя связывать, как это делали раньше, с неспособностью кутикулы к растяжению (что вызывало бы необходимость сбрасывания последней на разных стадиях роста), так как личинки с очень мягкой и растяжимой кутикулой линяют так же регулярно, как и формы с массивной кутикулой.

ЧИСЛО ЛИНЕК И ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА НЕГО

ЭНДОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ

Число линек часто непостоянно и может варьировать в широких пределах: у малой пчелиной моли *Achroea* происходит 10—15 линек, у поденки *Baetis* — 5—27 (Борхерт, 1928). На число линек оказывают влияние многие факторы.

Пол. У самок, которые обычно крупнее самцов, наблюдается одна или две добавочные линьки; примером могут служить некоторые богомолы *Sphodromantis* (Пржибрам и Мегузар, 1912), кожеед *Dermestes* (Крейенберг, 1929), моли *Tineola* (Титшак, 1926), саранча *Locusta* и *Schistocerca* (Волконский, 1937; Шовен, 1941; Кей, 1938).

Фазы. У некоторых видов саранчи число линек зависит от фазы развития. У *Locusta migratoria* обычно насчитывается 5 линек (не считая *промежуточной линьки* при вылуплении из яиц), но часто у этого вида между 3-й и 4-й стадиями происходит дополнительная линька, причем получается добавочная стадия—3 бис. Число личиночных стадий связано с числом глазных полос (6 полос—5 стадий; 7 полос—6 стадий). У стадных форм число полос, а следовательно, и линек, обычно на одну меньше, чем у одиночных; эта добавочная стадия чаще наблюдается у самок одиночных форм, чем у самцов (Волконский, 1938; Мукержи и Батра, 1938; Рамчандра Рао, 1938). У некоторых саранчевых (*Colemania*, *Hyeroglyphus banian*, *Locusta*, *Melanoplus*) иногда также происходят добавочные линьки, возможно, в связи со скученностью (Колеман и Куни Каннан, 1911; Ходж, 1929; Кей, 1936).

Линька и развитие признаков взрослой формы. У большинства насекомых линька происходит только на личиночной стадии, когда гонады еще недостаточно развиты. Однако бескрылые насекомые (*Apterygota*) могут линять и после наступления половой зрелости, причем линька не сопровождается каким-либо изменением величины или строения насекомого (Пржибрам и Вербер, 1907; Суитмэн, 1934). Личинки поденок, достигнув стадии развития, характеризующейся наличием многих признаков взрослой

формы (subimago), претерпевают еще одну линьку перед превращением в окончательную взрослую форму. Исследование гуморальных влияний у *Apterygota* и *Ephemeridae* представляло бы большой интерес и помогло бы выяснить механизм линьки у других видов.

ЭКЗОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ

Температура. С повышением температуры число линек обычно увеличивается, но в некоторых редких случаях (*Melanoplus, Pieris*) оно может уменьшаться (табл. 3).

Таблица 3

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЧИСЛО ЛИНЕК У РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ

Вид	Нормальное число линек	Максимальное число линек, вызванное повышением температуры	Автор
Sphodromantis	9	11	Пржибрам (1912)
Dermestes (самцы)	4	5	Крейенберг (1929)
Dermestes (самки)	5	6	
Ephestia kühniella	4 (при 15°)	5 (при 18°)	Гирке (1932)
Pieris brassicae	5 (при 14—15°)	3 (при 22—27°)	Клейн (1932)

Питание. Из дальнейшего изложения будет видно, что для развития насекомого необходимо определенное количество пищи. От этого фактора зависит также и число линек: так, у моли *Tineola* при полном голодании число линек увеличивается от 4 до 40, а продолжительность развития удлиняется от 26 до 900 дней (Титшак, 1926). Совершенно очевидно, что эти линьки сопровождаются не увеличением размеров тела, а скорее его уменьшением. С этой точки зрения необходимо различать влияние полного голодания, часто вызывающего либо увеличение числа линек, либо их ускорение (Метальников, 1908), и недостаточного питания, которое, как это будет видно из дальнейшего изложения, сильно задерживает линьку у бабочек. Личинка клопа хищнеца *Rhodnius* должна напиться крови, для того чтобы осуществилась линька; если количество крови недостаточно, то линька не наступает. Необходимый стимул дает растяжение брюшка; стимул этот передается через нервную систему, так как перерезка брюшной нервной цепочки задерживает линьку (Уигглсуорз, 1940).

Регенерация. Регенерация придатков увеличивает число линек у богомола *Sphodromantis* (Пржибрам) и вызывает линьку у щетинкохвоста *Machilis*.

Все эти стимулы влияют на выделение гормона линьки, повидимому, через нервную систему.

ЛИНЬКА

Перед линькой самые глубокие слои старой кутикулы растворяются и образуется новая кутикула. Сначала мы рассмотрим подготовительные морфологические изменения, происходящие перед линькой, а затем уже определяющие ее гормональные влияния.

ИСЧЕЗНОВЕНИЕ СТАРОЙ КУТИКУЛЫ

Незадолго перед наступлением линьки кутикула порывает связь с организмом вследствие растворения ее наиболее глубоких слоев; высказывалось мнение, что даже цитоплазматические отростки исчезают из пористых канальцев (Тоуэр, 1906). Последний элемент, связывающий старую кутикулу с новой,—это мышцы с их аподемами, которые резорбируются у поверхности новой кутикулы, чем завершается образование *экзувиальной камеры*—периферической полости, заполненной жидкостью *(жидкость линьки)*, богатой ферментами.

В связи с этим явлением, наблюдаемым у насекомых, возникает ряд вопросов, аналогичных вопросам, уже разрешенным новейшими исследователями (Драш, 1939) для ракообразных. У последних имеются известковые выросты наружного скелета, проникающие внутрь тела. Перед линькой они должны резорбироваться, так как, в противном случае, непонятно, каким образом удаляется старая кутикула, прочно связанная с телом многочисленными перекладинами. Опыт подтвердил логические умозаключения: незадолго до линьки, в определенный момент, названный *межлинечным циклом* (Драш, 1939), в определенных местах происходит рассасывание выростов, связь между вентральной и дорзальной частями кутикулы нарушается и линька становится возможной. Подобные же явления, вероятно, происходят и у насекомых, в частности в сложных хитиновых образованиях, расположенных вблизи тенториума. Было бы интересно проследить, как протекает линька в этих частях покрова.

Повидимому, часть жидкости и ферментов линьки выделяют клетки гиподермы (Будденброк, Гооп). У тутового шелкопряда, а затем и у ряда других насекомых уже давно были описаны особые *версоновы железы*; у гусениц тутового шелкопряда их 15 пар. Эти железы имеются также у гусениц других бабочек, у личинок пилильщиков, жуков листоедов, водяных клопов, перепончатокрылых и других насекомых (Плотников, 1904; Тоуэр, 1906; Поярков, 1910; Пуассон, 1924; Сакураи, 1928; Гооп, 1933). Гистологическая структура этих желез в период линьки говорит об их высокой активности; они должны играть значительную роль в выделении жидкости линьки. Судя по наличию в этой жидкости кристаллов солей мочевой и щавелевой кислот, источником которых могут быть только мальпигиевы сосуды, последние также принимают участие в секреции жидкости (Плотников, 1904).

Жидкость линьки содержит ферменты, растворяющие старую кутикулу, и уносит продукты распада. В экзувии остаются экзокутикула и эпикутикула и лишь следы эндокутикулы; у клопа *Rhodnius* экзувий брюшка состоит из одной эпикутикулы. Состав последней, как мы уже отмечали, сильно отличается от хитина, и она никогда не растворяется при линьке. В большинстве случаев новая кутикула формируется до исчезновения старой. Трудно понять, почему новая кутикула не поддается перевариванию. Можно представить себе две возможности. 1) Переваривающие ферменты секретируются клетками гиподермы (однако возможно, что очень мелкие железы ускользнули от внимания наблюдателя). В этом случае необходимо, чтобы старая кутикула полностью растворилась до появления новой и чтобы природа секрета гиподермы в определенный момент изменилась коренным образом; это, повидимому, происходит у некоторых насекомых. 2) Бóльшая часть переваривающих ферментов выделяется версоновыми железами, канальцы которых открываются на поверхности новой эпикутикулы. Можно предположить, что последняя, вследствие особого химического состава, не поддается действию ферментов, растворяющих хитин, и предохраняет от растворения образующуюся под ней молодую кутикулу. Однако многие факты свидетельствуют о том, что дело обстоит значительно сложнее.

Из дальнейшего будет ясно, что жидкость линьки у многих видов поглощается всей поверхностью тела; следовательно, эпикутикула должна быть проницаемой для воды.

Если старую кутикулу разорвать, то насекомое быстро высыхает и гибнет. На основании этого можно сделать тот же самый вывод.

Если мух *Calliphora* за день до вылупления вынуть из пупария и погрузить в воду, то благодаря осмосу они разбухают и их крылья расправляются (Френкель, 1933).

Все эти факты заставляют предполагать, что новая эпикутикула еще не пропитана восками и парафинами, делающими ее гидрофобной. Пропитывание этими веществами происходит позднее, лишь в последние часы перед линькой. Приходится допустить, что эпикутикула обладает свойствами особого ультрафильтра, пропускающего воду и продукты распада хитина и не пропускающего ферменты. Однако эту проблему еще нельзя считать разрешенной.

Во всяком случае, проницаемость самого покрова сразу же после линьки доказывается сильной потерей веса, происходящей у большинства насекомых после этого процесса. У жука *Popillia japonica* (Людвиг, 1931) вес тела уменьшается на 30%, повидимому, почти исключительно за счет потери воды. Правда, клоп *Rhodnius* (Уигглсуорз, 1933) и стрекоза *Aeschna* после линьки не теряют через кутикулу значительного количества воды (Шафер, 1923), а у жука *Tenebrio*—у которого регуляция водного баланса весьма совершенна—потери воды вообще не происходит (Уиллерс, 1916). У водяных насекомых набухание после сбрасывания экзувия можно предупредить, погружая их после линьки в 0,8-процентный раствор поваренной соли. Таким образом, нимфу, перелинявшую в воде, можно заставить приобрести исходный объем. Абсорбированная вода, вызывающая увеличение объема гладыша (*Notonecta*) и водомерки (*Gerris*), перед сбрасыванием экзувия, повидимому, проникает в тело насекомого через кутикулу (Тессье, 1931; Пуассон, 1924).

Маловероятно, чтобы жидкость линьки играла роль смазывающего вещества и лишь облегчала соскальзывание экзувия с новой кутикулы, как это предполагали раньше; действительно, эта жидкость исчезает в тот момент, когда ее присутствие, казалось бы, наиболее необходимо, т. е. во время сбрасывания экзувия. Это доказывается появлением серебристой окраски у личинок поденок незадолго до линьки, когда слой жидкости заменяется слоем воздуха (Козар, 1898). Реабсорбция воды может происходить через рот (гусеница тутового шелкопряда—Вахтер, 1930), но большей частью поглощение ее происходит через поверхность тела; прижизненные красители, введенные в экзувиальную полость хищнеца *Rhodnius*, сразу же проникают в полость тела (Уигглсуорз, 1933).

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЛИНЬКИ

Поскольку продукты распада хитина абсорбируются вновь, линька не может быть экскреторным процессом, как думали раньше. Кроме того, экзувий составляет (у *Tenebrio*) лишь 20% веса всей кутикулы и 10% веса хитина. Пока не ясно, идут ли продукты распада хитина на построение новой кутикулы, так как 30% общего хитина теряется во время линьки. Таким образом, в действительности процесс этот складывается из сложных химических перестроек, исследование которых только начинается. Подобное исследование имело бы для понимания процесса линьки не меньшее значение, чем изучение его гормональной регуляции, на основании которого сделаны слишком поспешные выводы.

ОБРАЗОВАНИЕ НОВОЙ КУТИКУЛЫ

Этот процесс был подробно изучен у *Tenebrio* и *Rhodnius*, причем у обоих видов наблюдались сходные явления. Образованию новой кутикулы предшествуют вспышка митозов и лизис пигментов. Эноциты, расположенные под гиподермой, начинают проявлять признаки сильной активности, после чего откладывается внутренний слой эпикутикулы, состоящий из кутикулина. Затем пористые канальцы клеток гиподермы пронизывают слой кутикулина и покрывают его веществом, в котором преобладают диоксифенолы, восстанавливающие растворы серебра. Незадолго до линьки на полифенолах откладывается восковой слой; с этого момента кутикула насекомого становится непроницаемой для воды. Наконец, вскоре после линьки кожные железы выделяют наружный слой, называемый *цементным* и располагающийся над восковым (Уигглсуорз, 1948).

До сих пор идут споры о способе образования *балок*—тяжей, расположенных в эндокутикуле более или менее перпендикулярно к поверхности и соединенных анастомозами: определяется ли их особая форма в момент выделения или она приобретается позже под влиянием давления и растяжения покрова (Бидерман, 1903; Капцов, 1911).

В период секреции новой кутикулы в клетках гиподермы наблюдаются значительные гистологические изменения, которые мы опишем лишь в общих чертах. Нижняя часть клеток суживается, а верхняя расширяется, при этом образуются межклеточные пространства. Размер ядер увеличивается, и они мигрируют к периферии клеток. Хитин выделяется в виде пучков, причем каждый пучок, имеющий волокнистое строение, образован двумя соседними клетками (например, у иксодовых клещей *Hyalomma*, *Rhipicephalus*, *Boophilus*—Ялвак, 1939). Кроме того, в гиподерме скопляется гликоген, исчезающий при образовании новой кутикулы (Пэйо, 1938).

МЕХАНИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ, СВЯЗАННЫЕ С ЛИНЬКОЙ

Гормоны линьки, повидимому, оказывают прямое или косвенное влияние на поведение насекомых, так как последние ведут себя перед линькой всегда одинаково. Насекомые обычно либо подвешиваются к вертикальному предмету головой вниз (саранча) или в нормальном положении, либо крепко прицепляются к горизонтальной поверхности (тараканы). Затем насекомые заглатывают большое количество воздуха (водяные насекомые заглатывают воду), вследствие чего повышается внутреннее давление. Характерное явление наблюдается в это время в желудке и зобе саранчи; эти органы освобождаются от пищи, наполняются воздухом (саранча, так же как многие другие насекомые, голодает в течение 24 час. перед линькой и 24 час. после нее). В это время покров лопается на спинной стороне груди и головы, по линии, имеющей форму Т, которую часто называют *экзувиальной линией*; в этом месте покров становится более тонким и хрупким, в особенности после растворения эндокутикулы. Для того чтобы вылезти из старой кутикулы через экзувиальную щель, насекомому приходится приложить значительные усилия. Беловатые нити, прикрепленные к экзувию, представляют собой выводные протоки желез и трахеи, линяющие вплоть до участков диаметром 3—5 μ. У насекомых имеются различные приспособления, способствующие разрыву покрова: растягивающийся пузырь в передней части тела саранчи, лобный пузырь (ptilinum) мух *Muscidae*, служащий для разрыва пупария.

Высокое внутреннее давление необходимо и после сбрасывания старой кутикулы, для того чтобы обеспечить максимальное растяжение нового покрова и расправление крыльев, которые после линьки бывают сморщенными и мягкими. Давление внутри тела только что вылупившейся взрослой

формы стрекозы *Aeschna* (Шафер, 1923) может достигать 75 *мм* вод. ст. и оставаться таким в течение нескольких часов. Даже небольшое поранение новой кутикулы в это время приводит к роковым последствиям; если у саранчи вскоре после линьки обрезать кончики крыльев, то из ран выступают крупные капли гемолимфы и крылья высыхают не расправляясь. Если мускулатура парализована эфирным наркозом, то крылья не расправляются, однако расправление их можно вызвать массажем и сдавливанием тела насекомого (Броше, 1919). Если муху *Calliphora*, которая уже заглотала некоторое количество воздуха при расправлении крыльев, поместить в атмосферу CO_2, то она продолжает заглатывать этот газ. Так как углекислый газ диффундирует через ткани с большой скоростью, то внутреннее давление быстро возрастает и крылья расправляются в течение нескольких секунд. То же самое произойдет, если муху подвергнуть действию пониженного атмосферного давления (Френкель, 1935).

ПОТЕМНЕНИЕ И ЗАТВЕРДЕВАНИЕ КУТИКУЛЫ

Кутикула затвердевает и приобретает окраску в течение короткого промежутка времени; часто она полностью окрашивается уже через 1 час после линьки и даже раньше. Затвердевание кутикулы происходит медленнее, иногда в течение нескольких дней. Происходящие при этом химические изменения связаны с жизненными процессами, так как у насекомого, убитого непосредственно после линьки, затвердевания кутикулы не происходит (Кемпер, 1931). Если же новую кутикулу преждевременно подвергнуть действию воздуха, сняв участок старой, то она не затвердевает и не окрашивается до тех пор, пока не произойдет линька. В атмосфере азота не наблюдается ни затвердевания, ни окрашивания кутикулы. В этих процессах, повидимому, принимают участие пористые канальцы, так как указанные выше изменения происходят также в экзокутикуле, которая отделена от клеток гиподермы всей толщей эндокутикулы и соединена с ней лишь этими канальцами (Уигглсуорз, 1933). Однако для процессов, наблюдающихся в пупарии *Sarcophaga*, роль канальцев не доказана (Деннелл, 1946).

Диоксифенолы (например, допа), на наличие которых в кутикуле насекомых указывали многие авторы, участвуют не только в почернении, но и в затвердевании кутикулы. При окислении этих веществ образуются ортохиноны, вызывающие дубление белков, вводя в них двойные ароматические связи.

ХИМИЧЕСКИЕ МЕДИАТОРЫ, УЧАСТВУЮЩИЕ В ИЗМЕНЕНИЯХ СТРОЕНИЯ ПОКРОВА, ПРОИСХОДЯЩИХ ПОД ВЛИЯНИЕМ ГОРМОНА ЛИНЬКИ

Новейшие исследования на *Sarcophaga* (Деннелл, 1944) показали, что накопление диоксифенола в наружных слоях эндокутикулы совпадает с появлением в гемолимфе аналогичного фенола. Количество тирозина в гемолимфе личинок к моменту окукливания возрастает, а затем уменьшается; возможно, что это уменьшение связано с перемещением тирозина в эндокутикулу, сопровождающимся окислением. Тирозиназа, повидимому, выделяется *эноцитоидами*, быстро чернеющими при помещении их в раствор катехина, если их предварительно обработать метиловым спиртом, блокирующим дегидразы; гемолимфа дает ту же реакцию. Молодые личинки, погруженные в метиловый спирт, не чернеют; у личинок, находящихся на стадии голодания, предшествующей линьке, чернеют оба конца тела; наиболее взрослые личинки чернеют целиком. Следовательно, количество тирозина и тирозиназы увеличивается с возрастом, что объясняет наблюдающееся сильное повышение восстанавливающей способности гемолимфы при исключении восстанавливающей способности мочевой кислоты и глюкозы (Кувана,

1940; Деннелл, 1946). На основании этих наблюдений можно предположить, что гормон окукливания изменяет восстанавливающую способность гемолимфы путем торможения активности дегидразы, которая, в противном случае, могла бы слишком сильно понизить окислительно-восстановительный потенциал гемолимфы и помешать окислению тирозина. Следовательно, тирозиназа с тирозином может дать полифенол, вызывающий почернение и затвердевание кутикулы (Деннелл, 1946).

Цианистые соединения, не тормозящие активности дегидразы, не должны оказывать влияния на затвердевание и почернение кутикулы, что было бы интересно проверить. Во всяком случае, они не мешают окислению реактива Нади в пупарии (Деннелл, 1946). Следует отметить, что в соответствии с гипотезой, выдвигаемой Деннеллом, активность дегидраз падает к началу метаморфоза и затем опять возрастает по U-образной кривой (Эгрелл, 1947).

Следующая структурная схема поясняет гипотезу Деннелла о роли гормона линьки в образовании меланина и затвердевании кутикулы.

$CH_2-CH(NH_2)COOH$, OH — Тирозин + тирозиназа

Дегидраза снижает окислительно-восстановительный потенциал гемолимфы и мешает окислению тирозина

↓

$CH_2-CH(NH_2)COOH$, OH, OH — Допа

Гормон тормозит активность дегидразы, делая возможным окисление тирозина →

↓

Склеротин = белок + →

$CH_2-CH(NH_2)COOH$, O, O — Возможный продукт дубления

↓

OH, OH, CH_2, $CH-COOH$, NH

↓

O, O, CH_2, $CH-COOH$, NH — Галлахром

↓

OH, OH, CH, CH, NH

+ O_2 ↓

Меланин

ХИМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ, ПРОИСХОДЯЩИЕ ВО ВРЕМЯ ЛИНЬКИ

Исследованию химических изменений, сопровождающих линьку, посвящено очень мало работ, так как исследователи уделяли больше внимания химии метаморфоза. Можно указать на довольно обширное исследование Мурао (1935), посвященное содержанию стеринов в организме гусениц тутового шелкопряда. По его наблюдениям, количество стеринов возрастает пропорционально увеличению веса насекомого. Однако в период 2-й или 3-й линьки у гусениц, находящихся в покое, содержание стеринов ниже, чем у питающихся гусениц; повидимому, во время линьки происходит специфическое потребление стеринов. Восстанавливающая способность гемолимфы (по отношению к красной кровяной соли) особенно возрастает перед каждой линькой (Кувана, 1940). У *Lepisma* при помощи микрореспирометра Фенна измеряли дыхательный коэффициент до и после линьки (Линдсей, 1939). В нем не наблюдалось никаких изменений до наступления голодания, предшествующего сбрасыванию экзувия, когда потребление O_2 и дыхательный коэффициент снижались. После линьки, с началом питания насекомого, потребление O_2 и дыхательный коэффициент становятся выше, чем в период голодания.

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЛИНЬКИ

Нервная система, повидимому, не оказывает непосредственного решающего влияния на линьку[1]. Однако если гемолимфу гусениц бражника, находящихся в состоянии, близком к линьке, вводить другим, которые еще не скоро должны линять, то последние (хотя и в небольшом проценте случаев) также приступают к линьке (Будденброк, 1941). Можно пересадить придатки или щетинки с одной гусеницы *Vanessa* на другую—они будут линять одновременно с хозяином; можно даже произвести обмен ног между *Vanessa io* и *V. urticae*, пересадив при этом ноги от гусеницы 4-й стадии гусенице 3-й стадии, и линька их будет происходить синхронно. Таким образом, время линьки и число линек определяются организмом хозяина (Боденштейн, 1933), однако лишь при условии, что создается непрерывность между гиподермой трансплантата и хозяина (Уигглсуорз). Эта непрерывность обеспечивает одновременное протекание линек, которые в противном случае могут происходить в разные сроки. Те же явления наблюдали на трансплантатах *Carausius* (Маузер, 1934) и гусениц *Galleria* (Плагге, 1938). Можно даже добиться повторения уже пройденной стадии. Если покров куколки пересадить молодой гусенице *Galleria*, то трансплантат будет снова линять при следующей линьке хозяина, причем он приобретает особенности покрова гусеницы (Пьефо, 1939). Таким образом, линька регулируется одним или несколькими гормонами, действующими даже при отсутствии непрерывности гиподермы.

Особенно много для понимания процесса линьки дали работы Уигглсуорза (1933—1937). Он работал с американским клопом *Rhodnius prolixus*, питающимся кровью. Это насекомое линяет лишь через 12—28 дней после того, как оно насосется крови (достаточно одного раза). Если этого клопа через несколько дней, после того как он насосется крови, обезглавить, то линька не происходит, хотя в таком состоянии он может прожить целый год. Однако если обезглавливание произвести через 4 дня (на первых четырех стадиях) или через 7 дней (на 5-й стадии) после кормления кровью, то линька не тормозится; следовательно, существует *критический период*,

---

[1] Нервная система оказывает влияние на все процессы подготовки к линьке и на прохождение последней. Функция гормональных органов также связана с центральной нервной системой.—*Прим. ред.*

важное значение которого отмечается во всех исследованиях, посвященных изучению линьки.

Можно парабиотически соединить двух насекомых посредством стеклянной капиллярной трубки, проникающей в переднюю часть головы. Для лучшего смешивания гемолимфы этих насекомых следует слегка нажать пальцем на брюшко каждого из них. Таким образом можно установить, что насекомое, миновавшее критический период, вызывает линьку у другого, находящегося в середине этого периода. Гормон линьки может оказывать влияние в промежутке между двумя любыми стадиями; он не специфичен и одинаково действует на *Triatoma* и *Cimex*.

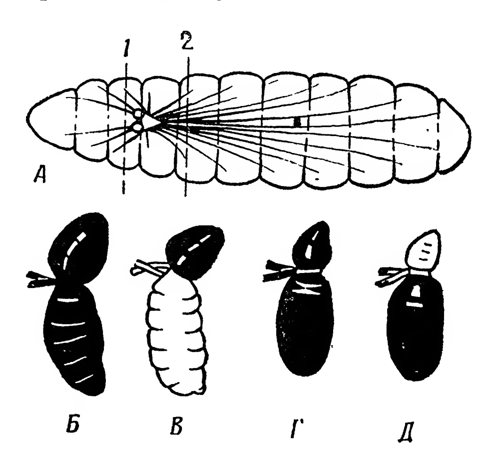


Рис. 4. Опыты Френкеля по наложению лигатур на личинок мух.

А—схематическое изображение нервной системы личинки (*1* и *2*—места наложения лигатур); *Б*—лигатура наложена после критического периода на уровне *2* (окуклились обе половины); *В*—лигатура наложена до критического периода на уровне *2* (окуклилась лишь передняя часть, содержащая нервные ганглии); *Г*—лигатура наложена после критического периода на уровне *1* (окуклились обе половины); *Д*—лигатура наложена до критического периода на уровне *1* (окуклилась задняя половина).

У бабочек критический период наступает между 7-м и 10-м днями после линьки. Если на тело гусеницы наложить лигатуру до наступления этого периода, то только передний участок превращается в куколку. При перетяжке тела во время критического периода окукливается вся гусеница целиком; повидимому, и в задний конец тела успевает проникнуть достаточное количество гормона (Копец, 1922—1927). У двукрылых также наступает критический период примерно за 12 час. до образования пупария (рис. 4); до этого срока при перетяжке середины тела окукливание происходит лишь в передней половине тела; однако во многих случаях результат зависит от положения лигатуры по отношению к нервной системе личинки (Френкель, 1935). Введение гемолимфы окукливающейся личинки в задний неокуклившийся участок тела личинки с наложенной лигатурой иногда приводит к окукливанию последнего. У клопа *Cimex* можно вызвать линьку, впрыскивая ему гемолимфу *Rhodnius*. Таким образом, мы обладаем очень чувствительной и легко применяемой на практике реакцией для обнаружения гормона и для определения его химической чистоты. Она применялась к личинкам *Calliphora* (Беккер, 1941). Однако речь идет, повидимому, о гормоне окукливания, а не о гормоне линьки.

ГОРМОН ОКУКЛИВАНИЯ, ЕГО ВЫДЕЛЕНИЕ И ОЧИСТКА

Большое число куколок *Calliphora* фиксируют в кипящем ацетоне. Осадок растирают, отжимают, фильтруют, и жидкости дают отстояться. Она расслаивается на две фракции: маслянистую и водно-ацетоновую. Эти фракции разделяют.

1. *Водная фракция*. После сильного подщелачивания содой эту фракцию экстрагируют бутанолом, который извлекает маслянистое вещество темнокоричневого цвета (B^1). Оставшуюся жидкость доводят до pH 6 и снова экстрагируют бутанолом; при этом извлекается вещество V^{cn}, определяющее пигментацию. Жидкость центрифугируют, выпаривают, снова растворяют в 96-градусном спирте, выпаривают до небольшого объема и добавляют уксусный эфир. Вещество V^{cn} осаждается, а в жидкости остается

вещество E^6. Затем B^1 выпаривают, снова растворяют в спирте, фильтруют, выпаривают, осадок растворяют бутанолом, промытым содой, удаляющей примеси. Затем бутанол очищают 0,1 н. серной кислотой и бикарбонатом натрия. Активность полученного вещества составляет 100% (после его инъекции окукливаются 100% личинок с наложенной лигатурой). Фракцию E^6 обрабатывают таким же способом. После очистки бутанола основаниями и кислотами, его выпаривают и снова растворяют в 50-градусном спирте. Затем жидкости дают отстояться, и она расслаивается на две части: одна—маслянистая, неактивная, другая—водная, обладающая активностью в 100%.

2. *Маслянистая фракция.* Эта фракция содержит осадок, обладающий активностью лишь в 30—66%; она здесь рассматриваться не будет.

Активный осадок растворяют в горячем уксусном эфире, смешивают с таким же объемом эфира и перемешивают с водой. Активное вещество переходит в воду; его выпаривают, осадок растворяют в пропиловом спирте и хроматографируют на альбумине, инактивированном путем промывания метанолом. В колонке остается коричневое вещество. Оно очень активно, растворимо в воде, спирте, бутаноле, ацетоне, уксусном эфире и диоксане; нерастворимо в хлороформе и в петролейном эфире. Молекулярный вес этого вещества должен быть достаточно низким, так как оно легко диализируется. Оно устойчиво к высокой температуре и к холодным (но не горячим) щелочам и разрушается перманганатом в кислом или щелочном растворе. Предполагают, что это вещество представляет собой углевод.

Можно экстрагировать аналогичное вещество из куколок пчел, *Galleria* и *Tenebrio*. Один и тот же гормон, повидимому, содержится лишь у *Galleria* и *Calliphora*, тогда как экстракт из куколок пчел или *Tenebrio* совсем (или почти совсем) не вызывает окукливания у *Calliphora*.

Результаты этих работ позволяют надеяться, что химическая природа гормона окукливания вскоре будет установлена. Однако до сих пор путем впрыскивания гормонов удалось добиться не вылупления мухи, а лишь образования пупария; это показывает, что явление целиком еще не понято.

ОРГАН, ВЫДЕЛЯЮЩИЙ ГОРМОН ЛИНЬКИ

Циклические изменения, связанные с линькой, наблюдаются во многих органах: в *эноцитах* (однако у *Rhodnius* активность эноцитов проявляется лишь через значительный промежуток времени после начала деления клеток гиподермы—наиболее раннего признака наступающей линьки); в *версоновых железах* (секреторная активность начинается в тот же период, что и у эноцитов); в corpora allata (как мы увидим ниже, их активность не приводит к возникновению линьки); наконец в гиподерме, локальное раздражение которой может вызвать частичную линьку.

Прежде чем перейти к изложению результатов бесчисленных опытов по локализации органа, выделяющего гормон, необходимо отметить, что неоднозначность полученных данных зависит главным образом от дурной привычки авторов сопоставлять собственные работы с опытами других исследователей, проведенными на насекомых, относящихся к совсем другому роду или даже к другому отряду. Нельзя сравнивать данные, полученные на бабочках, с результатами изучения двукрылых, анатомия и физиология которых различаются весьма существенно. Поэтому в дальнейшем мы в отдельности будем излагать попытки определения органа, выделяющего гормон (Пфлугфельдер, 1941), у полужесткокрылых, чешуекрылых, двукрылых и прямокрылых.

Полужесткокрылые (Уигглсуорз, 1936—1940). У хищнеца *Rhodnius* гормон выделяется мозгом. У обезглавленных личинок *Rhodnius* пересадка

мозга может вызвать линьку и даже *имагинальную линьку*. Путем пересадки разных частей мозга удалось установить, что линька происходит лишь при пересадке *межцеребральной части протоцеребрума*. В этом участке расположены крупные фуксинофильные, повидимому, нейросекреторные клетки. Аналогичные клетки Ханстрём (1936) наблюдал в мозге некоторых бабочек. Однако в этих клетках не наблюдается гистологически заметных изменений, связанных с линькой. Этот факт еще раз показывает, что при изучении физиологии нельзя делать выводы лишь на основе морфологических и гистологических данных, тем более, что в железах внутренней секреции даже у позвоночных в большинстве случаев не удается заметить гистологических изменений, связанных с их секреторной активностью.

Однако, как уже было отмечено Буньолем (1941), на *Rhodnius* трудно изучать роль corpora cardiaca, которые у этого клопа погружены в массу мозга. Между тем эти органы, как будет видно из дальнейшего изложения, повидимому, имеют большое значение.

Чешуекрылые. Согласно данным последних работ Фукуда (1940), у тутового шелкопряда (*Bombyx mori*) и большой вощинной моли (*Galleria mellonella*) гормон линьки выделяется особой *проторакальной железой*, расположенной примерно на уровне первых грудных дыхалец. Если на тело гусеницы тутового шелкопряда, находящейся на стадии роста, наложить лигатуру позади головы, то линька задней части тела не тормозится; если же лигатура накладывается позади переднегруди—линька не наступает совсем (эти результаты соответствуют данным Буньоля). Пересадка проторакальной железы вызывает линьку, тогда как в контрольных опытах пересадка грудных ганглиев, слюнных желез и других органов не дает никаких результатов. Пересадки, произведенные в разное время, показали, что проторакальная железа начинает выделять гормон, когда гусеница достигает возраста 70—90 час. Некоторые авторы (Гейги и Охсе, 1940) считали, что торакальная железа выделяет гормон также у сетчатокрылых (*Sialis lutaria*). Но, повидимому, в данном случае эта железа представляет собой не что иное, как corpora allata, расположенные у этого вида насекомых дальше от переднего конца тела.

Следует отметить, что у гусениц наложение лигатуры у основания головы приводит к преждевременному окукливанию остальной части тела; эти данные показывают, что процесс окукливания не зависит от мозга,—вывод, подтверждающийся другими опытами с перетяжкой тела. Правда, пересадка проторакальной доли слюнной железы не вызывает окукливания, однако нельзя с полной уверенностью утверждать, что эта доля не является железой, описанной Фукуда (Буньоль, 1943—1944).

С другой стороны, ряд исследователей считает, что именно мозг выделяет гормон. В мозге некоторых бабочек были обнаружены крупные, повидимому, нейросекреторные клетки, сходные с клетками, наблюдаемыми у *Rhodnius* (Ханстрём, 1936; Дэй 1940; Перец, 1940). Эти клетки имеются также в ганглиях нервной цепочки (Дэй, 1940). Однако опыты этих авторов были подвергнуты критике. Во-первых, они производили пересадки не отдельных частей мозга, а всего мозгового комплекса в целом (мозг + corpora allata + corpora cardiaca), причем были получены прототелические и метателические формы, промежуточные между личинками и куколками, идентичные формам, иногда встречающимся в природе. Правда, во второй серии опытов пересадка изолированного мозга привела к образованию нескольких типичных куколок. Однако Пьефо (1940), повидимому, не ставил контрольных опытов по пересадкам. Удаление мозга у гусениц *Ephestia* ранних стадий развития также задерживает окукливание, но лишь в том случае, если операция произведена в течение критического периода (Каспари, 1941).

Таблица 4

ВЛИЯНИЕ НАЛОЖЕНИЯ ЛИГАТУР

Вид	Место наложения лигатуры	Время проведения операции	Результат	Автор
Bombyx mori *Chelonia caja*	Позади головы	По завершении роста гусениц	Несколько куколок (*Lymantria* дали несколько экземпляров бабочек)	Конт и Вани (1911)
Lymantria dispar	Посередине тела		Окукливание только передней половины тела	
Lymantria	Позади головы и нескольких следующих за ней сегментов	Через 7 дней после последней линьки	Окукливание только передней части тела	Копец (1922)
Bombyx mori *Vanessa urticae*	Позади головы, после этого часть гусениц обезглавлена	В момент окукливания	Две трети объектов окуклились	Гадо де Кервиль (1933—1934)
Bombyx mori	Позади головы	Через 3 дня после начала образования кокона	Полукуколки или гусеницы, несколько бабочек	Сакки (1926)
Ephestia kühniella	В разных участках тела (от головы до 6-го брюшного сегмента)	В разное время	Отсутствие окукливания, образование куколки или полукуколки в зависимости от времени наложения лигатуры	Кюн и Пьефо (1936—1938)
Bombyx mori *E. kühniella*	Позади головы	В период питания гусеницы После периода питания	Мешает окукливанию Не влияет на окукливание	Буньоль (1938)
Bombyx mori	Позади переднегруди	На 13-й день жизни (питание заканчивается на 8-й день)	Мешает окукливанию	Буньоль

Более старые работы дают крайне разнообразные и противоречивые результаты. Сводка их приведена в табл. 4.

Некоторые исследователи (Каспари, 1941; Плагге, 1938; Кюн и Пьефо, 1938) производили также пересадки мозга гусеницам, у которых мозг был удален до наступления критического периода; до 22% таких гусениц превращаются в куколку. Перерезка нервной цепочки (Метальников, 1908; Копец, 1922; Буньоль, 1943) не мешает метаморфозу, если операция производится в тот период развития, когда гусеница перестает питаться; в противном случае, кишечник парализуется, и гусеница, не способная переваривать поглощенную пищу, не линяет. Кроме того, голодание (влияние которого было подробно изучено на *Bombyx mori* и *Galleria mellonella* — Буньоль, 1941) препятствует метаморфозу или значительно задерживает его.

Удаление мозга в некоторых случаях мешает метаморфозу (Копец, 1922; Кюн и Пьефо, 1938; Плагге, 1938). Буньоль считает, что мозг необходим для метаморфоза молодых гусениц; у более взрослых гусениц метаморфоз может произойти и при удалении мозга. До известного периода необходим также и лобный ганглий, так как без него насекомые не могут питаться.

Опыты, проведенные для выяснения роли мозга, дали неясные результаты. Только небольшой процент оперированных гусениц приступает или не приступает к линьке; редко удается получить определенный результат на большом числе объектов. Возраст гусениц, на которых производились опыты, большей частью точно не был известен.

Однако все эти неясные и противоречивые результаты можно согласовать, если допустить, что мозг оказывает лишь косвенное влияние на линьку, регулируя обмен в кишечнике. Тогда становится понятным разнообразие результатов, меняющихся в зависимости от времени операции. Однако проторакальная железа, повидимому, действительно является источником гормона, и мы считаем, что в настоящее время усилия исследователей должны быть направлены на проверку опытов Фукуда. Возможно, что следовало бы также обратить внимание на крупные (нейросекреторные?) клетки, имеющиеся не только в мозге, но и в нервной цепочке бабочек (Дэй, 1940; Буньоль).

Двукрылые. Мы уже упоминали об опытах с наложением лигатур на личинок *Calliphora* (Френкель, 1933), в которых были получены различные результаты в зависимости от места наложения лигатуры. С другой стороны, введение гемолимфы окукливающихся личинок в заднюю неокуклившуюся половину перевязанных личинок немедленно вызывает окукливание последней. Однако когда встает вопрос о том, какой именно орган выделяет гормон, возникают те же затруднения, что и в опытах с чешуекрылыми насекомыми. У личинок двукрылых имеется особый орган — *кольцевая железа*, анатомическое строение и физиологические функции которого очень сложны (рис. 5,*1*). Повидимому, эта железа регулирует явления метаморфоза и линьки. В пользу этого вывода говорит целый ряд данных.

В период окукливания в этой железе наблюдаются значительные изменения (Томсен, 1941; Беккер и Плагге, 1939; Нист, 1941; Фогт, 1941—1942). После пересадки мозга задняя часть перевязанной личинки дрозофилы не линяет; если же вместе с мозгом пересаживают кольцевую железу, то линька происходит. Пересаженные участки мозга (а также имагинальные диски, как это будет видно из дальнейшего) развиваются лишь в том случае, если их пересаживают вместе с кольцевой железой дрозофилы. Иногда развиваются очень крупные личинки, обычно погибающие перед окукливанием, так как кольцевые железы у них атрофированы; если таким личинкам пересадить кольцевую железу, то они образуют пупарий (Хадорн и Нил, 1938).

У *Sarcophaga* удаление кольцевой железы тормозит окукливание, по крайней мере, на некоторое время (де Лерма, 1942). Личинки ранних и более поздних стадий развития выделяют одинаковый гормон, но в разном количестве; пересаживая кольцевые железы от личинок *Drosophila hydei*, находящихся на 1-й и 2-й стадиях, в брюшко перевязанным личинкам 3-й стадии, можно вызвать у последних линьку перед окукливанием (Фогт, 1943).

Большая серия опытов по пересадке имагинальных дисков *Drosophila melanogaster*, *D. hydei* и *D. pseudoobscura* (Боденштейн, 1938—1944) позволила уточнить многие особенности физиологии развития этих органов и вместе с тем физиологии метаморфоза.

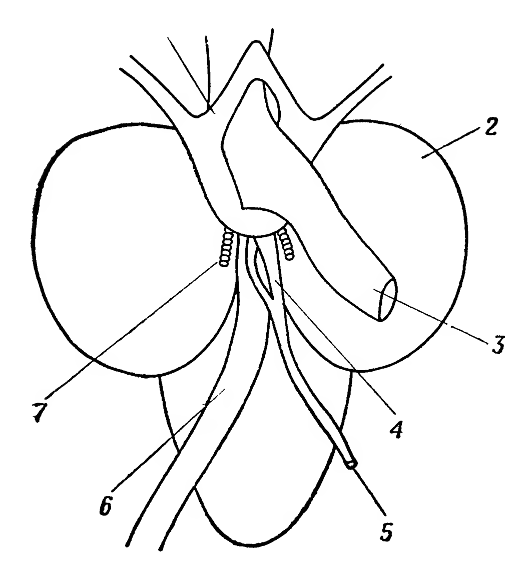


Рис. 5. Кольцевая железа.
1—кольцевая железа (кольцо Вейсмана); 2—мозг; 3—аорта; 4—ветвь нерва (n. recurrens) к кольцевой железе; 5—нерв (n. recurrens); 6—кишка; 7—трахея. (По Бартту, 1937.)

1. Как мы уже отмечали, кольцевые железы личинок ранних и более поздних стадий развития выделяют один и тот же гормон. Различие заключается лишь в количестве гормона, которое больше у взрослых личинок. Это утверждение противоречит теориям, согласно которым только железы взрослых личинок вызывают дифференциацию дисков и лишь их гормон регулирует образование пупария (Хадорн и Нил, 1938).

2. Повидимому, гормон действует не непосредственно на рост дисков, а изменяет процессы обмена веществ у хозяина. Действительно, организм хозяина после пересадки двух кольцевых желез от личинок среднего возраста как будто оказывается «насыщенным» гормоном, и добавление еще двух желез уже не вызывает более сильного разрастания дисков. Однако диски, пересаженные самцам и самкам, «насыщенным» гормоном, лучше развиваются у последних. Эти различия между полами наблюдаются также при пересадках желез насекомым другого вида.

3. Организм куколки более активен, чем организм взрослого насекомого, например, имагинальные диски ног у куколки развиваются в течение 4 дней, а у имаго—в течение 8 дней (если в обоих случаях диски пересаживают одновременно с кольцевой железой). Таким образом, можно понять, почему молодые диски ног при пересадке в тело куколки дифференцируются преждевременно, образуя карликовые конечности, тогда как при пересадке в организм взрослых форм они до наступления дифференцировки вырастают до нормального размера. Молодые имагинальные диски дают развитые органы позднее, чем пересаженные рядом с ними более зрелые диски. Добавим, что очень молодые диски не дифференцируются даже при пересадке куколкам.

4. Гормон роста идентичен гормону дифференцировки; различна лишь реакция органа, который в зависимости от достигнутой им стадии развития реагирует на действие гормона либо процессами роста, либо дифференцировки. Так, например, глазной диск личинки поздней стадии, пересаженный еще лишенной пигмента личинке более ранней стадии, заканчивает свое развитие с образованием красного пигмента (Эфрусси). В организме личинок

ранних стадий концентрация гормона недостаточна, для того чтобы вызвать дифференцировку их собственных дисков, но оказывается достаточной для дифференцировки пересаженных дисков личинки более поздней стадии развития, реагирующих значительно быстрее. Пересадка дисков взрослым насекомым в менее «активные» участки организма позволила выяснить различие между реактивностью разных дисков. Последние можно расположить в следующем порядке убывающей реактивности: ноги, глаза, слюнные железы взрослой формы, зачатки половых органов. Кроме того, различные участки одного диска обладают разной реактивностью.

5. Удаление кольцевых желез должно тормозить рост дисков. Опыты, невыполнимые на *Drosophila*, на *Calliphora* дают положительные результаты (Бартт, 1938). Мы уже сообщали, что эта операция задерживает окукливание *Sarcophaga* (де Лерма, 1942). Однако необходимо с осторожностью отнестись к опытам, проведенным авторами, применявшими особую методику (каутеризация, вырывание железы).

Принципиальный интерес этих исследований заключается в том, что они подчеркивают значение среды и состояния органов для реакции последних на действие гормонов.

В настоящее время многие исследователи считают анатомическое строение кольцевой железы более или менее выясненным. Весьма возможно, что ее дорзальная часть представляет собой corpora allata, а боковые части, где расположены также гомологи вентральных и перикардиальных желез Плугфельдера (вызывающих линьку),—corpora cardiaca. Вентральная часть кольцевой железы соответствует гипоцеребральному ганглию. Пересадка участков железы, соответствующих corpora allata, повидимому, влияет только на развитие гонад (см. ниже). В настоящее время необходимо выяснить главным образом роль боковых частей железы (corpora cardiaca). Возможно, что именно эта часть выделяет гормон линьки.

У *Calliphora*, так же как и у бабочек (возможно, что и по той же причине), удаление мозга тормозит окукливание (только до известной стадии развития). Если у личинки *Calliphora* выжечь брюшную нервную цепочку (де Лерма, 1942), то получаются ложные куколки, очевидно вследствие сильного нарушения питания насекомого; на линьку эта операция влияет лишь косвенно.

Как путем пересадки органов, так и путем введения очищенных препаратов (см. выше) у мух удавалось получить только образование пупария, а не вылупление.

Прямокрылые. Опыты проводились только на одном виде палочника *Carausius morosus* и на саранчевом *Melanoplus differentialis*. Результаты, полученные в этих двух сериях опытов, сопоставить очень трудно, так как процесс развития этих двух видов насекомых весьма различен.

Carausius morosus. При удалении corpora allata на ранних стадиях развития происходят две линьки; последняя из них имагинальная, сопровождающаяся дегенерацией и частичным фагоцитозом жирового тела, нервной системы, некоторых мышц и мальпигиевых сосудов, а также ненормальной пролиферацией лейкоцитов, клеток гиподермы и половых путей. Пересадка corpora allata (в особенности от молодых личинок), наоборот, приводит к дополнительным личиночным линькам, причем получаются гигантские формы насекомых, сохраняющих личиночные признаки; наблюдается дегенерация многих тканей и ненормальное строение гонад. Повидимому, corpora allata не регулируют процесс линьки, по крайней мере не влияют на него непосредственно (как это предполагал сначала Пфлугфельдер). Возможно, что они лишь изменяют реакцию тканей на гормон линьки. Последний же, безусловно, выделяется каким-либо другим органом, может быть перикардиаль-

ными и вентральными железами, расположенными близ спинного сосуда (Пфлугфельдер).

Melanoplus differentialis. У этих насекомых удаление corpora allata на последних личиночных стадиях развития лишь незначительно задерживает метаморфоз (так же, как и у палочника), тогда как удаление на тех же стадиях развития corpora cardiaca неизменно задерживает его. Возможно, что именно эти последние железы выделяют гормон линьки. Пересадка мозга или corpora cardiaca у *Melanoplus* (так же, как и у палочника) не производилась (Уид-Пфейффер).

Следует указать, что, повидимому, удалось проследить секреторный цикл в крупных клетках мозга тараканов (рис. 6), а также клопа *Rhodnius* и бабочек (Шаррер, 1941).

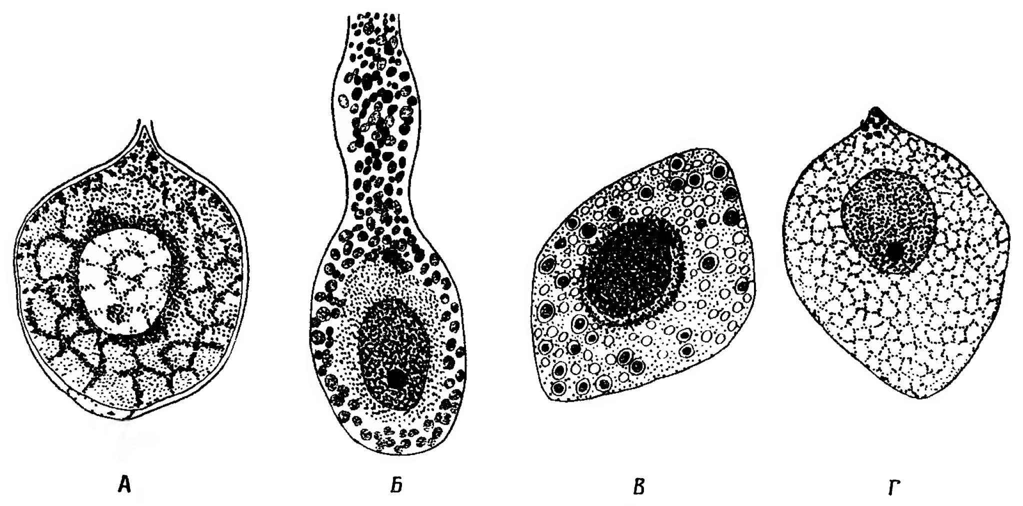


Рис. 6. Нейросекреторные клетки подглоточного ганглия *Leucophea maderae*.

А—появление мелких гранул на периферии клетки; *Б*—состояние максимальной секреторной активности; *В*—вакуолизированная цитоплазма с коллоидными гранулами в некоторых вакуолях; *Г*—коллоидные гранулы выделились из клетки, в верхнем конце ее еще видно несколько гранул. (Из Шаррера и Шаррера, 1944.)

Если к приведенному выше краткому обзору добавить, что пересадка corpora allata личинкам *Tenebrio molitor*, находящимся в начале последней стадии развития, приводит к добавочным линькам и образованию гигантских личинок (Радтке, 1942), то будут исчерпаны результаты основных работ, посвященных гормону линьки. Мозг у полужесткокрылых, проторакальная железа у чешуекрылых, кольцевая железа у двукрылых и, может быть, corpora cardiaca у прямокрылых, повидимому, имеют отношение к секреции этого гормона; однако окончательных выводов в настоящее время сделать еще нельзя.

Так как влияние corpora allata продолжает сказываться еще в течение некоторого промежутка времени после их удаления, вследствие того, что личиночный гормон еще сохраняется в гемолимфе, возможно, что незначительные различия, наблюдаемые у разных насекомых, можно объяснить различием в выделении этого гормона и удалении его из организма (возможно, через те же corpora allata).

МЕТАМОРФОЗ

Этим термином обозначают резкие изменения формы, происходящие вслед за последней (имагинальной) линькой, сопровождающейся развитием поло-

вых органов[1]. В некоторых случаях (например, у низших насекомых) эти изменения происходят не внезапно, а постепенно. Щетинохвостые (*Thysanura*) превращаются во взрослую, способную к размножению форму весьма постепенно и продолжают линять даже после окончательного развития гонад. *Lepisma* может линять много раз без всякой видимой причины, как до наступления половой зрелости, так и после нее.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ

Метаморфоз сопровождается значительными гистологическими изменениями. В большинстве органов наблюдается интенсивный гистолиз; в значительной части поверхностных тканей происходит гистогенез. В процессе метаморфоза развиваются имагинальные диски, сформировавшиеся ранее зачатки органов взрослого насекомого к этому времени уже готовы к выполнению соответствующих функций. Однако полное замещение тканей личинки тканями взрослой формы происходит не всегда в этот момент; даже у наиболее развитых насекомых с полным превращением (*Holometabola*) наблюдается только постепенная их замена. У двукрылых и жесткокрылых личиночные мальпигиевые сосуды сохраняются у взрослой формы лишь в частично перестроенном виде. Фагоциты пожирают мертвые клетки; однако у многих насекомых, например у пчелы, наблюдается не фагоцитоз, а автолиз.

Образование пупария изучалось у личинок *Calliphora* и *Sarcophaga* при помощи рентгенограмм (Френкель и Рэдолл, 1940). В начале образования пупария, как известно, происходит уменьшение размера личинки по длинной оси и увеличение по короткой оси. Кристаллиты хитина, первоначально расположенные беспорядочно, но более или менее параллельно поверхности тела, ориентируются перпендикулярно к ней. Эти кристаллиты при окукливании теряют относительную подвижность, которой они обладали в теле личинки. Если высушить личинку или оставить подсыхать in vitro еще не окрашенную куколку, кристаллиты в них снова расположатся параллельно поверхности. У потемневших коричневых куколок не заметно определенной ориентации кристаллитов, однако ее можно увидеть после просветления кутикулы диафанолом. У гусениц с наложенной лигатурой, которые окукливаются лишь частично, в кутикуле сохраняются личиночные особенности, так как характерное сжатие личинки при окукливании не может происходить согласованно по всей поверхности тела.

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ МЕТАМОРФОЗА

Для объяснения явления метаморфоза было выдвинуто много теорий, которые в настоящее время представляют лишь исторический интерес. После работ Уигглсуорза (1934—1935) можно считать установленным, что corpora allata выделяют гормон, тормозящий метаморфоз. Удаление этих желез на ранних стадиях развития приводит к преждевременному развитию карликовых форм (прямокрылые, полужесткокрылые и чешуекрылые); пересадка добавочных желез замедляет развитие личинок, и они достигают гигантских размеров. Это наиболее новые и обоснованные данные из области физиологии насекомых. Фрю (1928) первому удалось культивировать ткани насекомых in vitro; он установил, что рост имагинальных дисков *Calliphora* происходит лишь в присутствии гемолимфы куколок, а не личинок.

[1] Метаморфозом принято называть всю совокупность процессов превращения у насекомых—от вылупившейся из яйца личинки и до появления имаго.—*Прим. ред.*

Эти наблюдения говорят о наличии гормонального фактора, влияющего на развитие имагинальных дисков. Фишер и Готчевский (1939) культивировали имагинальные диски дрозофилы. Диски развивались в соответствующие органы лишь до определенной стадии, а затем их развитие шло более или менее беспорядочно, повидимому, вследствие отсутствия фактора, регулирующего развитие. Участки кожного покрова гусеницы *Galleria*, пересаженные окукливающимся гусеницам того же вида или гусеницам *Achroea*, линяют и претерпевают метаморфоз, образуя чешуйки бабочки одновременно с тканями хозяина (Пьефо, 1938). Если соединить путем парабиоза только что вылупившуюся из яйца личинку хищнеца *Rhodnius* с личинкой того же насекомого 5-й стадии, близкой к метаморфозу, то у первой может произойти преждевременный метаморфоз и на кутикуле разовьются признаки, характеризующие взрослую форму. Обезглавливание личинок *Rhodnius* на разных стадиях развития, близких к критическому периоду, снимает тормозящее действие corpora allata, и в результате получаются взрослые формы. У палочника *Carausius morosus* удаление corpora allata тормозит наступление линек и вызывает преждевременное развитие взрослых форм (Пфлугфельдер). О природе тормозящего вещества мы имеем крайне скудные сведения; очевидно, оно неспецифично (подобно гормону линьки), так как гемолимфа личинки *Rhodnius* задерживает развитие признаков взрослой формы у *Cimex* и *Triatoma*. По предположению Уигглсуорза (1934—1940), гормон линьки также может играть роль тормозящего вещества; возможно, что его действие зависит лишь от концентрации. Тенденция к развитию взрослой формы, увеличивающаяся у личинок с каждой последующей линькой и выражающаяся в развитии зачатков крыльев и гениталий, может тормозиться путем введения гемолимфы личинки более ранней стадии. Личинка *Rhodnius*, находящаяся на 4-й стадии развития, после введения ей гемолимфы личинки 3-й стадии линяет и вновь приобретает внешние признаки не 5-й, а 4-й стадии развития. Повидимому, corpora allata личинок *Rhodnius* 5-й стадии прекращают выделять гормон, секретируемый на более ранних стадиях развития, и, наоборот, активно способствуют резорбции этого гормона; после имагинальной линьки corpora allata взрослой формы снова начинают выделять гормон (Уигглсуорз).

НЕНОРМАЛЬНЫЙ МЕТАМОРФОЗ

У личинок многих насекомых часто наблюдается преждевременное, но неполное развитие половых органов; это явление носит название *протелии*. Иногда у взрослой, способной к размножению формы сохраняются некоторые личиночные признаки; это явление называется *неотенией*. Подобные промежуточные формы могут быть экспериментально получены под действием различных факторов, например, у *Tenebrio* и *Tribolium* под влиянием высокой температуры. Уигглсуорз связывает развитие этих форм со слишком ранним или слишком поздним выделением гормонов линьки и метаморфоза или же с чрезмерно высокой или низкой их концентрацией. У хищнеца *Rhodnius*, повидимому, это действительно так, поскольку у этого клопа можно вызвать протелию путем введения молодым личинкам гемолимфы личинок 5-й стадии, а неотению—путем пересадки молодым личинкам corpus allatum личинок более поздних стадий. Гипотеза Уигглсуорза была подтверждена также опытами на хрущаке *Tenebrio* (Радтке, 1942), у которого неотенические формы получаются при пересадке corpora allata от личинок более ранних стадий развития к личинкам более поздних стадий. У *Galleria* также удавалось получать протелию и неотению путем пересадки мозга, corpora allata и cardiaca от гусениц первой гусеницам последней стадии (Пьефо, 1942).

РОЛЬ ГОРМОНОВ В РАЗВИТИИ КУКОЛКИ

У одних видов насекомых постоянное выделение гормона необходимо для развития куколки, у других последнее происходит и в отсутствие гормона. Например, куколки *Lymantria*, у которых во время критического периода удаляют мозг, все же превращаются во взрослую форму (Копец, 1922—1924), тогда как у куколки дрозофилы с лигатурой, наложенной посередине тела через 1—24 часа после окукливания, признаки взрослой формы развиваются лишь в передней половине (Боденштейн, 1938). Отделение груди от брюшка путем перевязки у куколок *Vanessa* и *Phryganidia* мешает развитию признаков взрослых насекомых в области брюшка (Боденштейн, 1928; Гахлов, 1931).

Эти опыты говорят о наличии в некоторых случаях влияния гормонального фактора. Однако необходимо отметить, что все эти опыты проводились исключительно на куколках, развивающихся без диапаузы. У чешуекрылых, у которых в фазе куколки наступает диапауза, влияние мозга проявляется более четко. У *Platysamia cecropia* диапауза в фазе куколки может быть прервана помещением последней на несколько недель в условия низкой температуры. Различные опыты показывают, что холод оказывает избирательное действие на мозг. Пересадка мозга во время определенного критического периода прерывает диапаузу, если трансплантат взят от куколки, предварительно подвергнутой действию низкой температуры. Удаление мозга у куколки полностью тормозит превращение ее во взрослую форму. Пересадка или удаление corpora allata влияния не оказывает (Вилльямс, 1946)

ЗНАЧЕНИЕ КОКОНА

Многие *Holometabola* при превращении в куколку покрываются более или менее плотным коконом. Этому процессу часто предшествует довольно длительный промежуток времени, в течение которого насекомое не питается (стадия *предкуколки*). У тутового шелкопряда кокон плохо защищает куколку от действия ядовитых газов и даже от охлаждения. У куколок, вынутых из кокона, потеря в весе в 5 раз больше, чем у нормальных куколок, но вылупление бабочек из тех и других происходит одновременно. Однако у взрослых насекомых, вылупившихся из куколок, вынутых из кокона, вес тела и вес отложенных яиц меньше, чем у нормальных; снижается также количество фертильных яиц и продолжительность жизни (Коррадини, 1938). С другой стороны, у рас асколи и вар продолжительность жизни фактически одинакова как при развитии в коконе, так и без него. Бабочки расы асколи живут даже дольше, если выходят из куколок, вынутых из кокона (Передельский, 1940), повидимому вследствие малой активности взрослых форм этой расы.

ДЫХАТЕЛЬНЫЙ ОБМЕН В ПЕРИОД МЕТАМОРФОЗА

У *Lepisma* физиологические изменения, связанные с метаморфозом и линькой, выражены гораздо слабее, чем у *Holometabola*. На кривой поглощения кислорода наблюдаются лишь слабо заметные сдвиги (Линдсей, 1930). На насекомых с неполным превращением исследования дыхания в период линьки и метаморфоза не производились.

Поглощение кислорода в течение метаморфоза у большинства *Holometabola* выражается V- или U-образной кривой. Сразу после окукливания количество поглощаемого кислорода резко повышается, затем падает до минимума и снова увеличивается незадолго до вылупления; опять слегка уменьшается и вновь достигает очень высокого уровня при выходе насекомого из покровов куколки (Тэйлор, 1927). Сходные кривые были получены

на двукрылых (*Calliphora*—Вейнланд, 1906; *Lucilia*—Кузен, 1931; *Drosophila*—Бодин и Орр, 1925), на бабочках (*Deilephila*—Геллер, 1926; *Galleria*—Кречителли, 1935; *Ephestia*—Тэйлор, 1927), на разных жуках (*Tenebrio*—Крог, 1914; Финк, 1925). Резкое снижение газового обмена у куколок трудно понять, так как оно наблюдается не только у зимующих (*Deilephila)*, что было бы легко объяснить, но и у быстро и, повидимому, без остановки развивающихся куколок. Потребность куколки в кислороде, безусловно, меняется, однако это не связано с затруднением газообмена, которое можно было бы связать с гистолизом трахей, так как у *Tenebrio* парциальное давление кислорода в тканях выше всего во время наиболее слабого обмена веществ (Гаардер, 1918). Снижение интенсивности обмена у дрозофилы некоторые авторы связывали с изменением оксидаз, которые якобы либо разрушаются, либо действие их временно тормозится дыхательными ядами (Вольский, 1938). Можно предположить, что изменения касаются желтого фермента Варбурга (Вольский, 1938; Шванн, 1940). У дрозофилы в течение всего периода окукливания поглощение кислорода тормозится окисью углерода, причем это торможение снимается (по крайней мере, до известной степени) действием света; лучи света, повидимому, способствуют распаду соединения, которое этот газ образует с дыхательным ферментом. Однако в период возрастающего потребления кислорода тормозящее действие окиси углерода становится менее значительным. Это подтверждает предположение, что колебания в поглощении кислорода связаны с изменением количества или активности желтого фермента и цитохрома (Вольский, 1938).

Исследования активности сукциндегидразы и изучение тормозящего действия соединений яблочной и влияния соединений янтарной кислот помогли обнаружить наличие ранее не замеченного «*цикла янтарной кислоты*», проявляющегося в момент наименьшей активности обмена. Функция его, вероятно, заключается в предотвращении чрезмерного снижения интенсивности обмена (Эгрелл, 1947).

ПОГЛОЩЕНИЕ КИСЛОРОДА И ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПЕРИОД МЕТАМОРФОЗА

Часто высказывалось мнение, что первый участок кривой интенсивности дыхания, а именно ее быстрое падение, соответствует гистолизу, а подъем—гистогенезу; в таком случае интенсивность обмена могла бы служить мерой прогрессирующей перестройки тканей. Однако гистологические исследования не подтверждают этой гипотезы, например у дрозофилы гистогенез заканчивается во время первой половины жизни куколки, до максимального падения и задолго до подъема кривой. Кроме того, гистогенез обычно начинается одновременно с гистолизом, а иногда и раньше его.

ДЫХАТЕЛЬНЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ В ПЕРИОД МЕТАМОРФОЗА

Во время линьки потребляются главным образом липиды и величина дыхательного коэффициента соответствует сгоранию этих веществ: у *Tenebrio* 0,7 (Крог, 1914); у *Drosophila* 0,67—0,78 (Поульсон, 1935) и у *Galleria* 0,69 (Кречителли, 1935). Однако во многих случаях, главным образом в средний период жизни куколки, наблюдаются более низкие величины дыхательного коэффициента: у *Lucilia* ниже 0,7 (Кузен, 1932); у *Calliphora* 0,5—0,6 (Фрю, 1938); у *Attacus* 0,5 (Дрилон, 1935) и у колорадского жука 0,42 (Финк, 1935). У тутового шелкопряда в течение значительного периода жизни куколки дыхательный коэффициент сохраняется ниже единицы; углекислый газ в это время задерживается тканями гусеницы. Действительно, если из куколок разных стадий развития в вакууме под действием высокой темпера-

туры извлечь содержащийся в них газ, то построенные на основании этих данных кривые окажутся почти прямо противоположны кривым выделения углекислого газа. Подобная фиксация CO_2 была обнаружена у многих чешуекрылых, жесткокрылых и перепончатокрылых. Однако в фиксированном CO_2 содержится не весь поглощенный кислород, часть его выделяется в виде водяных паров или связывается жирами при их превращении в гликоген или сахар (Терр, 1898). Увеличение веса за счет не питания, а связывания кислорода воздуха носит название *явления Бушара* (это явление с особенной четкостью наблюдал Бордаж на личинках богомолов).

У пчел во время метаморфоза дыхательный коэффицпент значительно повышен: у маток 0,83—0,96, у рабочих пчел 0,94—1,05 (Мелемпп и Виллис, 1939).

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН В ПЕРИОД МЕТАМОРФОЗА

Энергия, необходимая для построения 1 *г* ткани (сухой вес) у взрослой *Calliphora*, составляет 1 184 *кал*, у *Ophyra* 1 566 *кал* и у *Bombyx mori* 1 962 *кал*.

Таблица 5

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН В ПЕРИОД МЕТАМОРФОЗА, %

Виды энергии	*Bombyx mori*	*Ophyra*
Превращение личинки в куколку		
Энергия, выделенная в виде тепла	13,3	15
Энергия, использованная для синтетических процессов в организме	55,1	68,7
Энергия, неиспользованная и выделенная в пупарии, коконе и экскретах	31,6	15,3
Превращение куколки во взрослую форму		
Энергия, выделенная в виде тепла	22	15,5
Энергия, использованная для синтетических процессов в организме	69,1	66,5
Энергия, неиспользованная и выделенная	8,9	18

В течение 6 последних дней перед превращением в куколку личинки *Ophyra* потребляют такое же количество энергии, как и куколки в течение 13,5 дня жизни. При развитии молодой личинки из яйца затрачивается гораздо больше энергии, чем при метаморфозе. Например, гусеница тутового шелкопряда расходует 2,97 *кал/г* сухого веса в течение эмбрионального развития и лишь 0,61 *кал/г* в период метаморфоза (Тангль).

У *Phormia regina* для превращения личинок во взрослую форму расходуется 53,31 *кал* на 100 *г* сухого веса, причем 14,17% этой энергии получается за счет обмена белков (Хичкок и Хауб, 1941). В период метаморфоза личинки потребляют 7 *см*^{3} кислорода и расходуют 32,12 *кал/г* сухого веса. У куколок *Lymantria* (Бальзам, 1933) и *Galleria* (Тэйлор и Кречителли, 1937) кривая выделения тепла, так же как и кривая дыхания, имеет U-образную форму, но калорийный коэффициент (отношение количества выделяемых калорий на 1 *г* вещества к количеству поглощенного кислорода в миллиграммах) очень низок (1,86—2,84, тогда как при сгорании жиров он должен был бы подняться до 3,3); это связано, повидимому, с большим числом эндотермических синтетических процессов, протекающих в этот

период (рис. 7). Указывали также (Белл, 1940), что ненормально низкие показатели калорийного коэффициента объясняются тем, что обычно не учитывается тепло, затрачиваемое на испарение воды, которую теряет личинка.

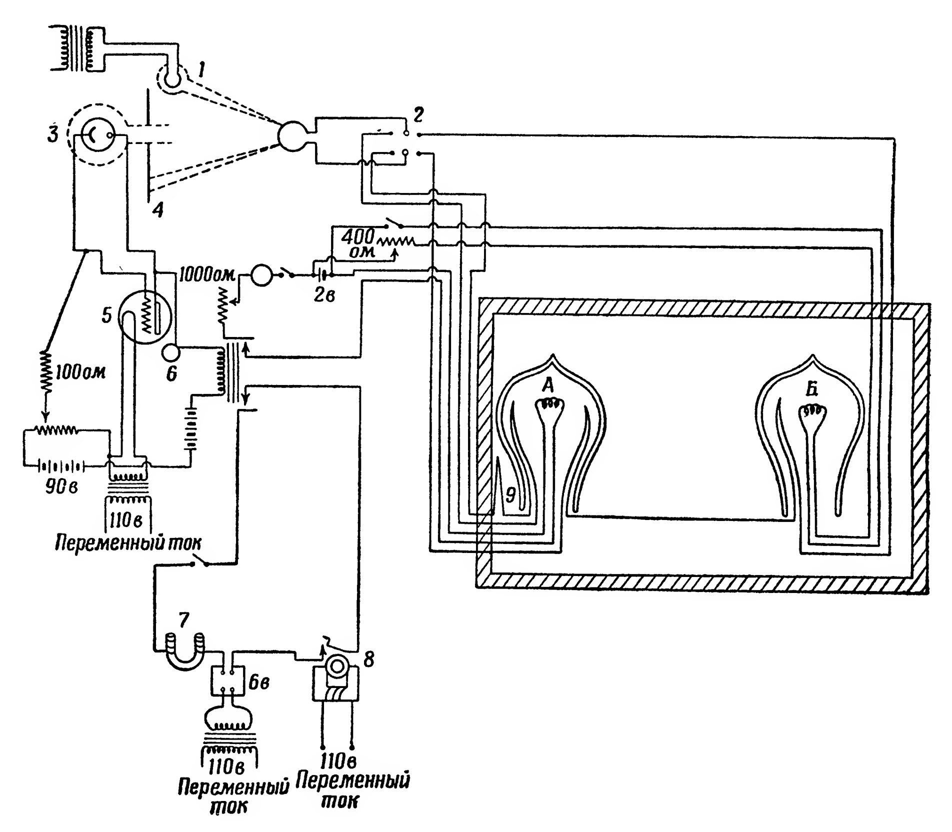


Рис. 7. Схема микрокалориметра (Тэйлор и Кречителли, 1937).

А и *Б*—сосуды Дьюара; *1*—лампа для освещения гальванометра; *2*—прерыватель; *3*—фотоэлектрическое реле; *4*—микрометрическая шкала; *5*—электронная лампа; *6*—миллиамперметр; *7*—электромагнитный счетчик; *8*—прерыватель (1 раз в 1 сек.); *9*—дополнительный термоэлемент.

Для измерения выделяемых калорий объект помещается в сосуд Дьюара (*А*). Второй сосуд Дьюара (*Б*), по возможности идентичный первому, содержит переменное сопротивление, которое дает возможность компенсировать отклонения пятна гальванометра, вызываемые нарушениями температурного равновесия между сосудами при наличии насекомого в сосуде *А*. Температурное равновесие измеряется при помощи термоэлементов. Компенсация производится автоматически; при отклонении пятна гальванометра включается фотоэлектрическое реле *3*, подающее ток на компенсационное сопротивление. Прибор автоматически отмечает, в течение какого промежутка времени проходит этот ток, и на основании этого можно определить количество тепла, выделяемого организмом насекомого. Дополнительный термоэлемент *9* измеряет разность между температурой изолированной камеры, в которой находятся сосуды Дьюара, и температурой внутри самих сосудов.

У *Galleria* калорийный коэффициент в период гистолиза и гистогенеза различен, и его средняя величина (с учетом тепла, затрачиваемого на испарение воды) колеблется в пределах 3,13—3,69.

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ В ПЕРИОД МЕТАМОРФОЗА

К сожалению, в большинстве работ приводятся лишь суммарные данные. Химического анализа отдельных органов практически не проводили. Кроме того, жесткокрылыми почти не занимались, и в настоящее время можно составить представление лишь о химическом обмене двукрылых, чешуекрылых и перепончатокрылых.

ДВУКРЫЛЫЕ

У *Calliphora* и *Sarcophaga* (Френкель и Рэдолл, 1940) содержание воды в куколке за 36 час. изменяется от 70 до 40%; растворимых в воде веществ— от 33 до 8%; растворимых в щелочах—от 40 до 53%.

Фосфор. Содержание общего фосфора у *Calliphora* в период окукливания сильно уменьшается (Кувин и Грегуар, 1940); количество органического фосфора уменьшается, а неорганического—увеличивается. Однако незадолго до вылупления содержание неорганического фосфора слегка уменьшается. Содержание липидного и растворимого в щелочах фосфора уменьшается. Количество нуклеинового фосфора во время окукливания возрастает, а перед вылуплением уменьшается.

Углеводы. Еще из ранних работ Клода Бернара известно, что у личинок мух, находящихся на последних стадиях развития, накапливается гликоген. У *Gastrophilus* содержание его может достигать 31% сухого веса насекомого (Кемнитц, 1916). Однако это не общее явление; так, у *Ophyra cadaverina* (Тангль, 1909), *Calliphora* (Вейнланд, 1909), *Lucilia* (Эванс, 1931) гликогена очень мало (меньше 5% сухого веса). Обмен углеводов представляет собой сложный процесс. У *Phormia regina* синтез этих веществ вначале идет за счет белков, а к концу метаморфоза скорее за счет липидов (Хичкок и Хауб, 1943). В организме личинок на 100 *г* веса синтезируется 1,89 *г* углеводов за счет белков и 2,31 *г* за счет липидов (в особенности жирных кислот). Эти цифры получены путем калориметрических определений и затем проверены непосредственным анализом.

Таблица 6

СОДЕРЖАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ВЕЩЕСТВ У *PHORMIA REGINA* В ПЕРИОД ОКУКЛИВАНИЯ НА 100 *г* СУХОГО ВЕСА[1])
(по Хичкоку и Хаубу, 1943)

Объект	Вода, *см*³	Белки, *г*	Восстанавливающие вещества, *г*	Эфирная вытяжка, *г*	Зола, *г*	Всего, *г*	Небелковые вещества, *г*
Личинки	73,9	15,3	0,32	8,9	1,22	99,6	0,50
Куколки: 1-й день	71,0	17,2	1,62	7,8	1,04	98,6	—
Куколки: 2-й день	71,1	18,1	1,10	7,8	1,09	99,2	—
Куколки: 3-й день	72,0	18,3	0,85	6,9	1,04	99,1	0,60
Куколки: 4-й день	71,9	18,3	0,77	6,8	1,16	98,9	0,77
Взрослые формы . .	73,9	16,9	2,98	5,2	0,99	99,9	0,38
Экзувии куколок .	37,8	58,3	12,74	1,7	1,62	112,2	0,54

1) Определения производились каждые 24 часа.

Липиды. В течение процесса окукливания двукрылые потребляют главным образом липиды; так, у куколки *Ophyra cadaverina* до 30% израсходованных веществ приходится на долю липидов, а у *Calliphora* содержание жиров в начале окукливания составляет 7% сухого веса, а в конце его— только 3% (Тангль, 1910). Кривая использования жиров имеет такую же U-образную форму, как и кривая обмена. У *Lucilia* избирательно разрушаются лишь насыщенные жирные кислоты, тогда как процентное содержание насыщенных кислот не изменяется. У этого насекомого, так же как и у бабочек, жиры накапливаются к концу личиночного периода. Вейнланд (1906) считает, что окукливание (или, по крайней мере, наиболее ранний признак

его начала—прекращение питания) наступает в тот период, когда накопление жиров достигает определенной величины, например у *Lucilia sericata*—30% (Юилл и Крейг, 1937). Однако у готовых к окукливанию личинок *Ophyra* содержание жиров значительно варьирует, и правило Вейнланда нельзя признать общим.

Аминокислоты. У двукрылых, так же как и у чешуекрылых типа тутового шелкопряда, содержание аминокислот снижается в начале гистогенеза (см. ниже). У *Calliphora* незадолго до метаморфоза наблюдается значительная инфильтрация покровных тканей белком, связанная с затвердеванием покрова и образованием пупария (Лафон, 1943). Кроме того, в пупарии содержится допа, отсутствующий у личинок. Выше мы уже разбирали возможное значение этого явления.

Ферменты. У дрозофилы активность дегидраз изменяется по той же U-образной кривой, что и дыхательный обмен (Вольский, 1941). Первоначальное снижение активности этих ферментов, возможно, говорит в пользу того, что дегидразы не блокируются гормоном линьки, а действительно разрушаются (см. выше о роли гормона линьки в затвердевании кутикулы). У *Calliphora* активность каталазы в начале окукливания снижается (Гвареши и дель Пианто, 1941), затем слегка повышается и вновь снижается перед вылуплением (то же самое наблюдается у жука *Melasoma populi*). У куколки *Phormia regina* активность уреазы в возрасте 54 час. очень высока, а к 80 час. сильно снижается (Робинзон и Вильсон, 1930). Объяснить эти колебания в активности ферментов на современном уровне знаний о метаморфозе двукрылых не представляется возможным.

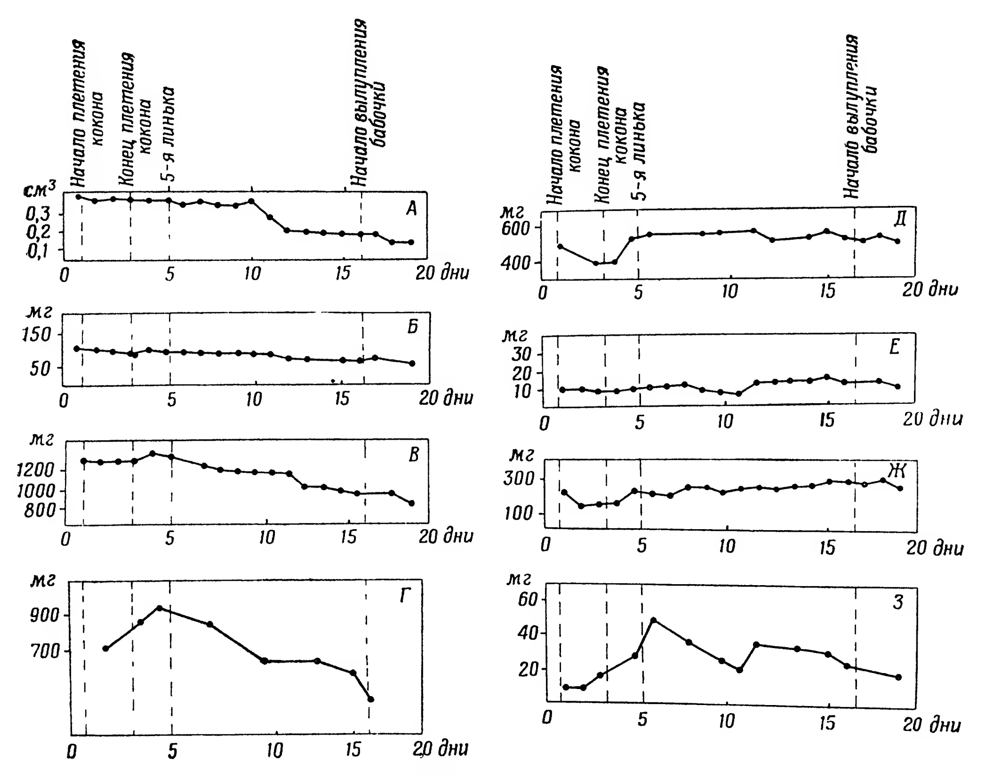
ЧЕШУЕКРЫЛЫЕ

Среди чешуекрылых можно различить три типа обмена, изученных в различной степени: тип *Bombyx mori*, тип *Saturnia—Attacus* и тип *Deilèphila*.

Тип *Bombyx mori*. У *Bombyx mori* значительная потеря веса происходит после образования кокона, а затем в конце периода окукливания. Эти периоды уменьшения веса по времени соответствуют наиболее ярко выраженным морфологическим изменениям. При этом наблюдается значительное уменьшение содержания воды: в 100 гусеницах содержится 37,4 *г* сухого вещества и 139 *г* воды, тогда как в 100 коконах—33 *г* сухого вещества и лишь 83 *г* воды. Количество магния и кальция, а также калия и натрия в период окукливания значительно увеличивается. Это объясняется главным образом уменьшением содержания воды, так как процентное отношение количества калия и натрия к сухому весу у куколки оказывается таким же, как и у гусеницы (Бялашевич, 1938).

Углеводы. В теле гусеницы тутового шелкопряда (так же как *Malacosoma*—Рудольфс, 1929) содержится меньше 5% гликогена (от сухого веса). Однако после о разования кокона количество этого вещества резко возрастает, несомненно, за счет превращения жиров и белков (Нидхем, 1929; Батайон, 1893). Затем количество гликогена снижается, причем вначале снижение идет быстро, потом медленнее. Гликоген используется в виде глюкозы. Однако заметное количество глюкозы обнаруживается еще до того, как количество гликогена достигает максимума. Что касается восстанавливающих веществ, то содержание их достигает максимума перед каждой линькой, а в промежутках между линьками несколько снижается. В период окукливания содержание этих веществ повышается, а у взрослой формы быстро понижается (Демьяновский и Прокофьева, 1935); то же наблюдается

и у *Smerinthus ocellatus* (Хеммингсен, 1924). Однако эти данные не имеют большого значения, поскольку неизвестно, какую часть этих восстанавливающих веществ составляет глюкоза и какую часть—другие вещества (рис. 8). Истинная плазматическая гликемия (Флоркен, 1936—1937) у гусениц, начинающих образовывать кокон, очень низка (0,1%), в период образования кокона она к 5-му дню повышается до 0,49%, а к 10-му дню



Р и с. 8. Обмен *Bombyx mori* в период окукливания.

А—общий объем гемолимфы; Б—содержание сухого вещества; В—общее содержание азота; Г—содержание белкового азота; Д—содержание азота в фильтрате вольфрамовой кислоты; Е—содержание мочевой кислоты; Ж—содержание аминного азота; З—содержание глюкозы. Б—Ж—содержание в *мг/см³* плазмы. (По Флоркену, 1937.)

снова снижается до 0,27%. Затем наблюдается повышение до 0,35% и ко времени вылупления—снижение до 0,18%. Повышение гликемии после 10-го дня совпадает с увеличением выделения CO_2. До этого времени количество выделяемого CO_2 уменьшается.

Липиды. На ранних стадиях развития гусеницы тутового шелкопряда содержат 4% жиров, затем содержание жира быстро падает и остается очень низким в течение всего периода роста. Большое количество жира накапливается лишь у гусениц последней стадии (Келлнер, 1884). Увеличение содержания жиров может быть связано с уменьшением количества воды (Юилл и Крейг, 1937). В организме самок тутового шелкопряда накапливается главным образом гликоген, у самцов—жир (Вани и Меньон, 1905). За время от 3-го до 7-го дня окукливания наблюдается некоторое повышение содержания стеринов (Мурао, 1939).

Белки. Содержание белков увеличивается от начала к концу окукливания, а затем постепенно снижается вплоть до вылупления бабочки.

Содержание аминокислот в крови падает в период окукливания, а затем остается на более или менее постоянном уровне. Первоначальное уменьшение

количества аминокислот, повидимому, связано с секрецией шелка (Флоркен, 1937) и увеличением размера шелкоотделительных желез (Калугареану, 1931). Однако энергию, необходимую для линьки, у тутового шелкопряда дают, повидимому, не белки, а частью липиды, частью углеводы.

Мочевая кислота и аммиак. Согласно данным одних авторов, содержание мочевой кислоты меняется крайне незначительно, причем наблюдаются два минимума: первый через 10 дней после начала образования кокона, второй—к концу его образования (Флоркен, 1937). Согласно данным других авторов, напротив, содержание мочевой кислоты снижается довольно регулярно в течение всего процесса окукливания, причем не за счет выведения кислоты, а за счет ее разрушения под действием ферментов (Бригенти, 1941). Количество аммиака либо слегка снижается в период окукливания, либо несколько колеблется в довольно узких пределах (Боттеро, 1940).

Тип ***Saturnia—Attacus*** (Дрилон, 1931). У крупных бражников, таких, как *Saturnia* или *Attacus*, период окукливания гораздо продолжительнее,

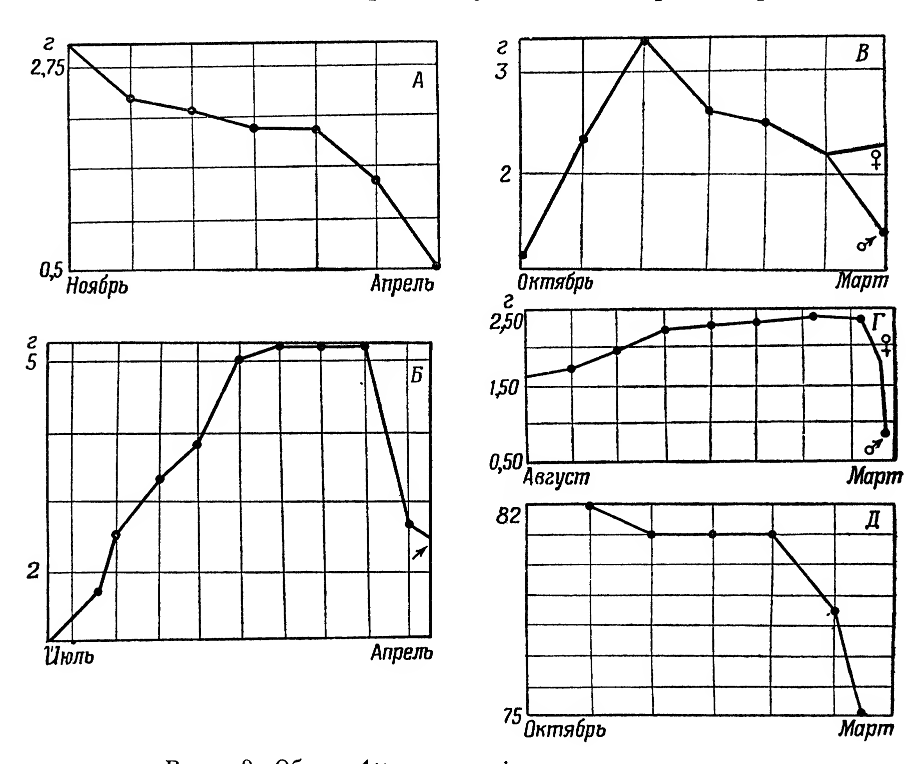


Рис. 9. Обмен *Attacus pernyi* в период окукливания.

А—содержание гликогена; *Б*—содержание липидов; *В*—содержание сахаров; *Г*—содержание аминокислот; *Д*—отношение количества моноаминокислот к общему количеству аминокислот. (По Дрилону, 1935.)

чем у тутового шелкопряда. По изменению веса за этот период бабочек можно разбить на три типа (Портье и де Рортэ, 1928). У первого типа (тутовый шелкопряд) фаза куколки продолжается меньше месяца, причем уменьшение веса заметно с начала окукливания; за 10—12 дней оно достигает 10%, а за 25 дней—20%. У второго типа (*Attacus*) фаза куколки продолжается долго; уменьшение веса заметно с самого начала, но оно идет очень медленно. Наконец, у третьего типа (*Hyloicus ligustri*) потери веса совсем не наблюдается в течение более 100 дней. Эти различия зависят от влажности

окружающей среды. Гусеницы *Hyloicus* быстро теряют в весе на воздухе, но сохраняют постоянный вес при содержании их во влажных опилках. То же самое наблюдается и у куколки *Attacus*. У *Hyloicus* в нормальных условиях поглощение воды точно компенсирует ее потерю, связанную с обменом.

Углеводы. У бражников углеводный обмен аналогичен обмену этих веществ у тутового шелкопряда.

Липиды. Часть липидов расходуется с выделением энергии, часть используется для образования новых органических липидов взрослого насекомого. Однако, в отличие от тутового шелкопряда, у бражников количество липидов продолжает слегка повышаться после образования кокона, а затем несколько понижается перед самым вылуплением бабочки. Холестерина в теле как гусениц, так и куколок очень мало, и липидный коэффициент, показывающий содержание липидов в клетках, снижается в течение всех стадий развития гусеницы, достигая крайне низких величин у куколок.

Белки. Количество общего азота в начале метаморфоза значительно снижается, а затем остается постоянным, тогда как отношение небелкового азота к общему азоту все время увеличивается (рис. 9). Этот процесс связан с заметным увеличением содержания аминокислот (явление, противоположное наблюдаемому у тутового шелкопряда). *Пептоны* были обнаружены в гемолимфе и сохраняются в ней в течение первых 3 месяцев стадии куколки. Количество *глутатиона* у куколки (так же, как и у всех животных с замедленными жизненными процессами) очень велико.

Мочевая кислота. В период роста гусеницы мочевая кислота постепенно накапливается; у куколки количество ее резко возрастает вследствие распада нуклеопротеинов, а затем сильно уменьшается. Таким образом, ее обмен у данного типа бабочек сильно отличается от обмена, наблюдаемого у гусениц тутового шелкопряда.

Фосфор. Содержание *общего фосфора* довольно высокое и постоянное (в отличие от *Calliphora*), а *неорганический фосфор*, повидимому, включается в белковые вещества к моменту вылупления бабочки (то же самое происходит и у *Calliphora*).

Тип *Deilephila* (Геллер с сотрудниками, 1930). У бражника *Deilephila* общее количество восстанавливающих веществ резко падает в начале и в конце метаморфоза, 40% энергии выделяется за счет липидов, количество которых заметно понижается, а остальная энергия—за счет белков.

Белки. В течение последних личиночных стадий и фазы куколки до момента вылупления бабочки содержание аминокислот остается постоянным. Содержание белков в гемолимфе, которое у гусениц поздних стадий развития примерно равно 51%, поддерживается на этом уровне и в начальный период фазы куколки, а к концу ее быстро падает (табл. 7).

Содержание мочевой кислоты значительно снижается перед окукливанием. У *Deilephila* не наблюдается такого резкого уменьшения веса (сухой вес), как у тутового шелкопряда; уменьшение составляет лишь около 25% начального веса. Содержание небелкового азота поддерживается примерно на одном уровне. Количество неорганического фосфора увеличивается в начале фазы куколки и уменьшается к ее концу. Содержание кальция у куколок ниже, чем у гусениц. У капустницы гемолимфа куколок содержит больше K и P и меньше Ca, Mg и Cl, чем гемолимфа гусениц (Брехер, 1919).

Таким образом, очевидно, что указанные выше три типа отличаются друг от друга главным образом источником энергии, расходуемой при окукливании (табл. 8). Второй тип, кроме того, отличается особым обменом липидов, аминокислот и мочевой кислоты. Однако современное состояние наших знаний не дает возможности объяснить наблюдаемые различия.

Таблица 7

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ У *DEILEPHILA EUPHORBIAE* И *BOMBYX MORI* (из Геллер, 1925—1926)

	Bombyx mori	*Deilephila euphorbiae*
Потеря веществ в период окукливания, %		
Азотистые вещества . . .	63	19
Липиды	14	42
Потеря веществ в период жизни куколки, %		
Азотистые вещества . . .	9	32
Липиды	23	5
Содержание веществ в период вылупления, %		
Азотистые вещества . . .	29	50
Липиды	63	52
Содержание веществ через 15 дней после вылупления, %		
Азотистые вещества . . .	Погибает вскоре после вылупления	31
Липиды		14

Таблица 8

ХАРАКТЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ТРЕХ ТИПОВ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ

	Тип *Bombyx mori*	Тип *Saturnia—Attacus*	Тип *Deilephila euphorbiae*
Потеря в весе	Очень значительная и быстрая в начале окукливания (до 50% первоначального сухого веса)	Очень медленная	Потеря 25 % первоначального сухого веса
Углеводы	Содержание увеличивается	Содержание увеличивается	Содержание уменьшается
Липиды	Содержание увеличивается после образования кокона	Содержание увеличивается после образования кокона	Содержание сильно уменьшается
Аминокислоты	Содержание уменьшается в период образования кокона, затем остается неизменным	Содержание постепенно увеличивается	Содержание остается неизменным
Мочевая кислота	Содержание мало изменяется (Флоркен) Содержание уменьшается в течение всей фазы куколки (Бригенти)	Содержание резко увеличивается в начале окукливания, затем уменьшается	Содержание резко уменьшается в начале, затем заметно варьирует в течение фазы куколки
Источник энергии	Липиды, 50% Углеводы, 50%	Липиды, 50 % Полисахариды, 50 %	Жиры, 40% Белки, 60%

ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫЕ

Исследования проводились лишь на пчелах (Бишоп, Бриггс, Ронцони, 1925; Мелемпи, Виллис, Мак-Грегор, 1940).

Восстанавливающие вещества. Восстанавливающие вещества накапливаются в организме насекомого на стадии личинки и используются в фазе куколки—процесс, обычно наблюдаемый у насекомых. У личинки они могут составлять до 33% сухого веса. В фазе куколки количество гликогена уменьшается, тогда как содержание глюкозы увеличивается. В течение 13 дней фазы куколки используется 95% гликогена (табл. 9).

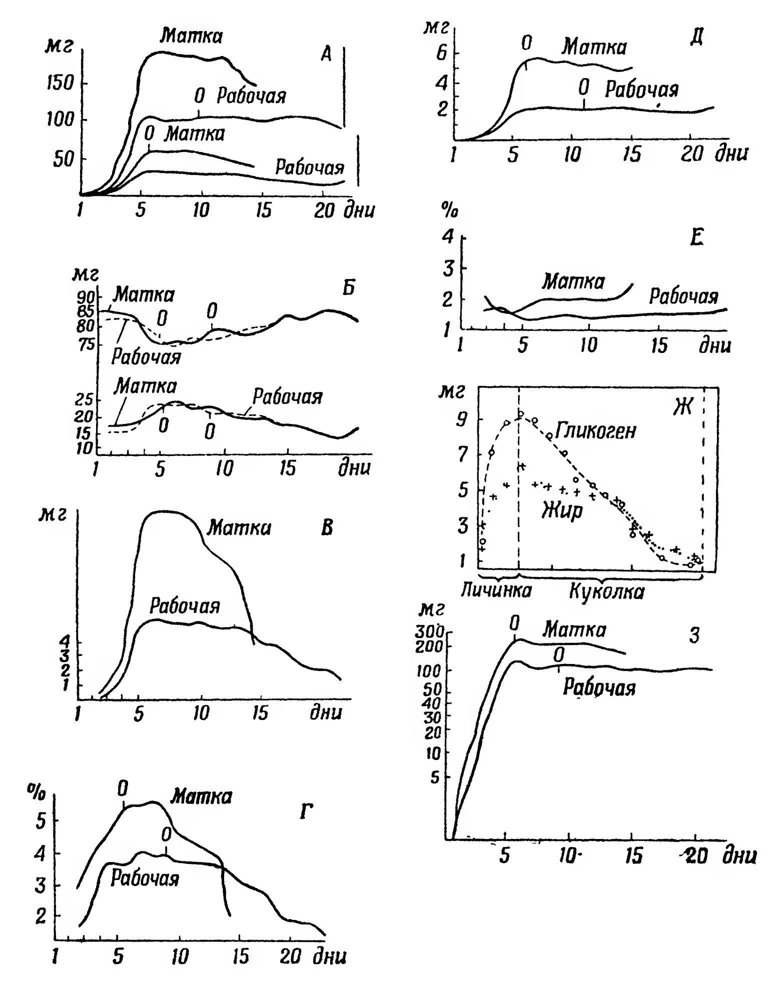


Рис. 10. Обмен у матки и рабочих пчел в период окукливания.

А и *Б*—содержание воды (две верхние кривые) и сухого вещества (две нижние кривые); *В*—содержание липидов у одной особи; *Г*—процентное содержание липидов; *Д*—содержание азота у одной особи; *Е*—процентное содержание азота; *Ж*—содержание гликогена и жиров у одной особи; *З*—общий вес. *О*—период окукливания. (Из Мелемпи, Виллиса и Мак-Грегора, 1940.)

Липиды. У перепончатокрылых используется 75% липидов. Отмечались некоторые различия в обмене липидов у маток и рабочих пчел (Мелемпи, Виллис, Мак-Грегор, 1940): при развитии маток у личинок поздних стадий

содержание липидов возрастает, и процесс этот продолжается некоторое время у куколки, затем содержание липидов снижается. При развитии рабочих пчел, наоборот, незадолго до окукливания количество липидов начинает уменьшаться (рис. 10). Липидный фосфор во время фазы куколки снижается в равной мере как у маток, так и у рабочих пчел (Бишоп).

Белки. Содержание белков на протяжении фазы куколки возрастает.

Таблица 9

СРЕДНИЙ ВЕС ТЕЛА, ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ВЫДЕЛЕНИЕ ТЕПЛА У МАТОК И РАБОЧИХ ПЧЕЛ В ПЕРИОД РАЗВИТИЯ
(из Мелемпи, Виллиса и Мак-Грегора, 1940)

Возраст, дни	Свежий вес, *мг*	Вода, *мг*	Сухое вещество, *мг*	Азот, *мг*	Жиры, *мг*	Восстанавливающие вещества в виде глюкозы, *мг*	Зола, *мг*	Выделение тепла, *кал*
Рабочие пчелы								
3— 4	25,38	21,07	4,31	0,54	0,57	0,77	0,27	23
6— 7	136,89	103,78	33,11	2,09	5,39	12,07	1,00	177
9—10	130,65	102,36	28,29	1,92	5,04	8,51	1,03	161
12—13	131,31	105,03	26,28	2,11	4,62	8,27	1,01	145
15—16	126,12	105,45	20,67	2,03	7,84	3,39	0,99	110
18—19	113,36	92,94	20,42	2,18	1,44	0,88	1,04	104
Матки								
3— 4	44,93	36,58	8,35	0,73	1,43	0,99	—	51
6— 7	262,34	195,62	64,72	5,72	12,84	13,17	0,21	425
9—10	242,05	189,09	52,96	5,10	10,44	9,03	0,24	318
12—13	195,54	155,47	40,07	4,96	3,91	4,38	0,21	214

Таблица 10

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ У КУКОЛОК ПЧЕЛЫ
(из Штраусса, 1911)

Возраст, дни	Вес, *мг*	Сухое вещество, %	Гликоген, %	Жиры, %	Азот, %
1	147—176	23	6,2	4,1	1,2
3—4	142	22	5,2	3,7	1,6
7	123	19,2	3	2,8	1,7
12	113	15,2	0,5	1,5	1,7
12	111	14,8	0,5	0,3	2

ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ

У хрущака *Tenebrio* максимальное накопление гликогена наблюдается к концу жизни личинки. В начале фазы куколки гликоген почти полностью исчезает и снова появляется в конце этой фазы, главным образом в околомышечных жировых клетках (Закольская). То же самое наблюдается и у *Melasoma* (Парди). Химические превращения, протекающие во время метаморфоза у *Tenebrio*, сходны с наблюдаемыми у *Lucillia sericata* (рис. 11 и табл. 11), но менее резко выражены (Эванс, 1934).

Таблица 11

ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА ТКАНЕЙ В НАЧАЛЕ И В КОНЦЕ ОКУКЛИВАНИЯ, %
(из Эванса, 1934)

Вещества	*Tenebrio*		*Lucilia*	
	начало окукливания	конец окукливания	начало окукливания	конец окукливания
Углеводы	5,41	4,60	1,74	0,51
Жирные кислоты	8,04	7,90	5,20	2,16
Белковый растворимый азот	0,72	0,60	0,95	0,63
Белковый нерастворимый азот	2,55	2,72	1,41	1,98
Небелковый азот	0,35	0,44	0,23	0,31

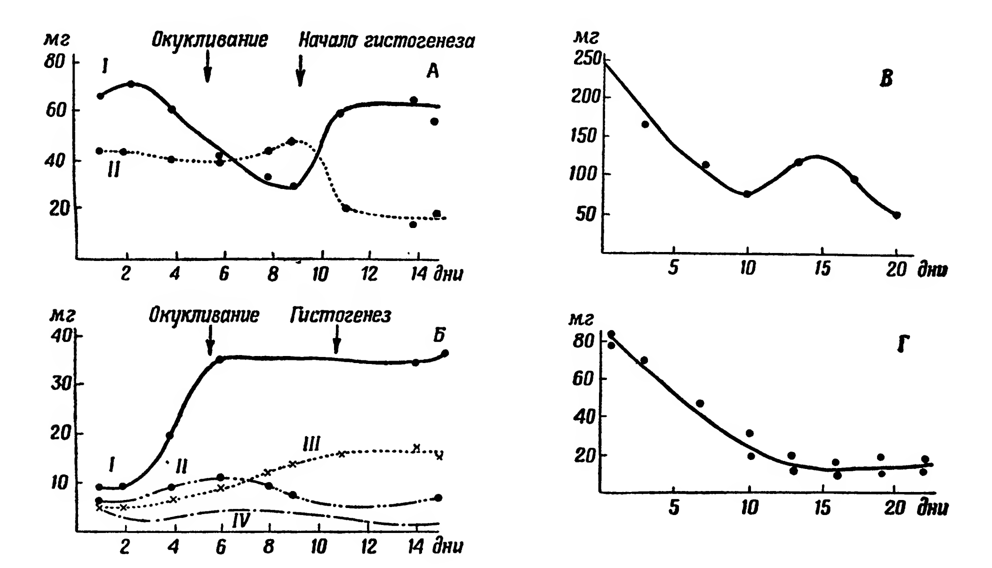


Рис. 11. Изменения содержания азота у куколки *Lucilia*, *мг* на 100 особей.

А—содержание азота при 22°; *I*—растворимый белковый азот; *II*—нерастворимый белковый азот. *Б*—содержание азота при 22°; *I*—азот хитина; *II*—азот пептонов; *III*—азот экскретов; *IV*—амидный азот. *В*—общее содержание жирных кислот при 17°. *Г*—содержание углеводов при 17°. (Из Эванса, 1932.)

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

Повидимому, главное различие между двукрылыми и жесткокрылыми (обмен веществ которых в фазе куколки очень сходен), с одной стороны, и чешуекрылыми—с другой, заключается главным образом в том, что у первых содержание белков в течение метаморфоза возрастает, тогда как у последних оно падает.

Это различие частично следует отнести за счет образования кокона у бабочек, и его не должно быть при сравнении последних с *Hymenoptera*, куколки которых также покрываются коконом. Возможно также, что некоторые процессы синтеза белка у бабочек происходят с запозданием, лишь после вылупления их из кокона.

Попытки связать понижение выделения CO_2 с гистолизом, а повышение—с гистогенезом кончились неудачей. Эти две фазы развития у тутового шелкопряда пытались также объяснить определенными изменениями плазмы гемолимфы (Флоркен, 1937); отрицать существование этих изменений не

приходится, однако их нельзя связывать с процессами гистолиза и гистогенеза, поскольку, как мы уже отмечали, эти процессы происходят почти одновременно.

ЛИТЕРАТУРА

Agrell I., 1947. Observation on the hydrogen activating enzymes present during the metamorphosis of insects, *Acta Physiol. Scand.*, **14**, 317—334.
Balzam N., 1933. Recherches sur le mátabolisme chimique et énergétique au cours du développement des insectes. II. Relation entre la chaleur dégagée et les échanges respiratoires au cours du développement post-embryonnaire des insectes, *Arch. internat. de Physiol.*, **37**, 317—328.
Bataillon E., 1893. La métamorphose du ver à soie et son déterminisme évolutif, *Bull. Scient. Fr. et Belg.*, **25**, 18—55.
Becker E., 1941. Ueber Versuche zur Anreicherung und physiologischen Charakteriesierung der Wirkstoffe der puparisierung, *Biol. Zbl.*, **61**, 366—387.
Becker E., Plagge E., 1939. Ueber das Pupariumbildung auslösende hormon der Fliegen, *Biol. Zbl.*, **59**, 326—341.
Bell J., 1940. The heat production and oxygen consumption of pupae of *Galleria* at dfiferent constant temperatures, *Physiol. Zool.*, **13**, 73—81.
Bialaszewicz K., Landau C., 1938. Sur la composition minérale de l'hémolymphe des vers à soie et sur les changements qu'elle subit au cours de la croissance et pendant la métamorphose, *Acta Biol. Exp.*, Varsovie, **12**, 307—320.
Biedermann W., 1903. Geformte Sekrete, *Z. Allg. Physiol.*, 395—481.
Bishop G. H. et coll., 1922—1926. *J. biol. Chem.*, **58**, 543—565; **66**, 77—88.
Bodenstein D., 1933. Beintransplantationen an Lepidopterenraupen, *Arch. Entw. Mech.*, **128**, 564—583.
Bodenstein D., 1933. Zur Frage der Bedeutung hormoneller Beziehungen bei der Insektenmetamorphose, *Naturwissenschaften*, **31**.
Bodenstein D., 1933. Beintransplantationen an Lepidopterenraupen, *Arch. Entw. Mech.*, **130**, 747—770.
Bodenstein D., 1933. Experimentell erzeugte Doppelbildungen von Lepidopterenbeinen, *Zool. Anz.*, **102**, 209—213.
Bodenstein D., 1935. Beintransplantationen an Lepidopterenraupen. III. Zur Analyse der Entwicklungspotenzen der Schmetterlingsbeine, *Arch. Entw. Mech.*, **133**, 156—192.
Bodenstein D., 1936. Das Determinationgeschehen bei Insekten mit Auschluss der frühembryonalen Determination, *Erg. Biol.*, **13**, 174—234.
Bodenstein D., 1938. Untersuchungen zum Metamorphoseproblem. I. Kombinierte Schnürungs- und Transplantationexperiment, *Arch. Entw. Mech.*, 474—505, 636—660.
Bodenstein D., 1938. Untersuchungen zum Metamorphoseproblem. III. *Biol. Zbl.*, 58, 329—332.
Bodenstein D., 1939. Imaginal differenciation inaugurated by oxygen in *Drosophila* pupae, *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **25**, 14—16.
Bodenstein D., 1939. Investigations on the problem of metamorphosis. VI. Further studies on the pupal differentiation center, *J. exper. Zool.*, 82, 329—366.
Bodenstein D., 1940. Growth regulation of transplanted eyes and legs discs in *Drosophila*, *J. exper. Zool.*, **84**.
Bodenstein D., 1942. Hormone controlled processes in Insect development, Cold Spring Harbor Sympos. Quantit. Biol., **10**, 17—26.
Bodenstein D., 1943. Hormones and tissue competence in the development of *Drosophila*, *Biol. Bull.*, **84**, 34—58.
Bodenstein D., 1944. The induction of larval molts in *Drosophila*, *Biol. Bull.*, **84**, 34—58.
Bodine J. H., Orr P. R., 1925. Physiological studies on respiratory metabolism, *Biol. Bull.*, 48, 1—14.
Borchert A., 1936. Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsdauer der Larven der kleinen Wachsmotte *Achroea grisella*, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, **61**, 99—106.
Bottero G., 1940. L'ammoniaca nei bachi da seta e sue variazione quantitative durante la vita intraovulara, la sviluppo larvale, la filatura e lo stadio crisalidale, *Arch. Ist. Biochim. Ital.*, **12**, 113—127.
Bounhiol J., 1936. Métamorphose après ablation des *corpora allata* chez le ver à soie, *C. R. Acad. Sc.*, **203**, 388—469.
Bounhiol J., 1936. Dans quelles limites l'écérébration des larves de lépidoptêres estelle compatible avec leur nymphose, *C. R. Acad. Sc.*, **203**, 1182—1184.
Bounhiol J., 1937. La métamorphose des insectes serait inhibée pendant leur jeune âge par les corpora allata, *C. R. Soc. Biol.*, **126**, 1189—1191.

Bounhiol J., 1937. Métamorphose prématurée après ablation des corps allates chez le jeune ver à soie, *C. R. Acad. Sc.*, **205**, 175—177.
Bounhiol J., 1938. Rôle possible du ganglion frontal dans la métamorphose de *Bombyx mori*, *C. R. Acad. Sc.*, **206**, 773—774.
Bounhiol J., 1938. Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les Lépidoptères, *Bull. Biol.*, **24**, 1—199.
Bounhiol J., 1939. Les fonctions des corps allates, *Arch. Zool. exper.*, N. et Rev., **81**, 54—64.
Bounhiol J., 1941. Les conceptions modernes sur les métamorphoses des Insectes, *Rev. Zool. Agr.*, **40**, 17—27.
Bounhiol J., 1942. L'ablation des *corpora allata* au dernier âge larvaire n'affecte pas ultérieurement la reproduction chez *B. mori*, *C. R. Acad. Sc.*, **215**, 334—366.
Bounhiol J., 1943. Nymphose partielle localisée chez les vers à soie divisés en trois parties par des ligatures, *C. R. Acad. Sc.*, **217**, 203—204.
Bounhiol J., 1943. Nymphes acéphales prématurées chez la ver à soie, *C. R. Soc. Biol.*, **138**, 418—420.
Bounhiol J., 1943. Rôle des tubes de Malpighi dans la nymphose de *Bombyx mori*, *C. R. Acad. Sc.*, **217**, 203.
Brecher L., 1929. Die anorganischen Bestandteile des Schmetterlingspuppenblutes (*Sphinx pinastri*, *Pieris brassicae*), *Biochem. Z.*, **191**, 40.
Brighenti A., 1941. L'acido urico nei processi di sonno a di muta durante lo sviluppo larvale, *Boll. Zool.*, **12**, 19—32.
Brocher F., 1919. Le mécanisme physiologique de la dernière mue des larves d'Agrionides (transformations en imagos), *Ann. Biol. Lac.*, **9**, 183—200.
von Buddenbrock W., 1930. Beitrag zur Histologie und Physiologie der Raupenhäutung mit besonderer Berücksichtigung der Versonschen Drüsen, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **18**, 700—725.
von Buddenbrock W., 1931. Untersuchungen über Häutungshormone der Schmetterlingsraupen, *Z. vergl. Physiol.*, **14**, 415—428.
Burtt E. T., 1937. On the corpora allata of dipterous insects, *Proc. R. Soc.*, **B124**, 12—33.
Calugareanu D., 1931. Eine funktionelle Eigentümlichkeit der Spinndrüse des Seidenspinners *Bombyx mori*, *Z. vergl. Physiol.*, **13**, 223—230.
Caspari E., 1941. The influence of low temperature on the pupation of *Ephestia kühniella*, *J. exper. Zool.*, **86**, 321—331.
Causard M., 1898. Sur le rôle de l'air dans la dernière mue des nymphes aquatiques, *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 258—361.
Chauvin R., 1941. Contribution à l'étude physiologique du Criquet pèlerin et du déterminisme des phénomènes grégaires, *Ann. Soc. Entom. France*, **110**, 1336—1672.
Coleman, Kuhni Kannan, 1911. The rice grasshopper *Hieroglyphus banian*, *Bull. Dept. Agris. Mysore*, № 4.
Conte A., Vaney C., 1911. Production expérimentale de Lepidoptères acéphales, *C. R. Acad. Sc.*, **152**, 404—406.
Corradini P., 1937. *Ann. R. Staz. Bach. Sper. Padova*, **49**, 174—210.
Cousin G., 1931. Etude expérimentale de la diapause des Insectes, Thèse Paris, Suppl. Bull. Biol.
Crescitelli F., 1935. The respiratory metabolism of *Galleria mellonella* during pupal development at different constant temperatures, *J. cell. a. comp. Physiol.*, **6**, 351—368.
Day M. F., 1940. Neurosecretory cells in the ganglion of Lepidoptera, *Nature*, **1**, 264.
Day M. F., 1943. The function of corpus allatum in muscoid diptera, *Biol. Bull.*, **84** (2), 127—140.
Day M. F., 1943. The homologies of the ring gland of the diptera Brachycera, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **35**, 1—10.
Демьяновский С. Я., Прокофьева, 1935. *Biochem. Z.*, **275**, 455.
Dennell R., 1944. Hardening and darkening of the insect cuticle, *Nature*, **154**, 57.
Dennell R., 1945. Insect epicuticle, *Nature*, **155**, 545.
Dennell R., 1946. A study of an insect cuticle; the larval cuticle of *Sarcophaga falculata* (*Diptera*), *Proc. R. Soc.*, **B133**, 348—373.
Dennell R., 1947. A study of an insect cuticle: the formation of the puparium of *Sarcophaga falculata*, *Proc.*, *R. Soc.*, **B134**, 79—110.
Drach P., 1939. Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés décapodes, *Ann. Inst. Océanogr.*, **19**, 103—391.
Drilhon A. C., 1935. Étude biochimique sur la métamorphose des Lépidoptères (Thèse Paris).
Evans A. C., 1932. Some aspects of chemical changes during metamorphosis, *J. exper. Biol.*, **9**, 314—321.
Evans A. C., 1934. On the chemical changes associated with metamorphosis in a beetle *Tenebrio molitor*, *J. exper. Biol.*, **11**, 397—401.

Fink D. E., 1925. Metabolism during embryonic and metamorphic development in insects, *J. gener. Physiol.*, 7, 527—543.
Fischer, Gottchevski, 1939. Gewebekultur bei *Drosophila*, *Naturwissenchaften*, 491—492.
Florkin M., 1937. Variations de composition du plasma sanguin au cours de la métamorphose du ver à soie, *Arch. internat. de Physiol.*, 45, 17—31.
Fraenkel G., 1933. A hormone causing pupation in the blowfly *Calliphora erythrocephala*, *Proc.*, *R. Soc.*, B118, 1—12.
Fraenkel G., Rudall K. M., 1940. A study of the chemical and physical properties of the insect cuticle, *Proc. R. Soc.*, B129, 1, 357.
Frew J. G. H., 1929. A technique for the cultivation of insect tissues, *J. Exper. Biol.*, 6, 1—11.
Frew J. G. H., 1929. Studies in the metabolism of insect metamorphosis, *J. exper. Biol.*, 6, 205—218.
Fukuda S., 1940. Hormonal control of molting and pupation in the silkworm, *Proc. Imper. Acad.*, Tokyo, 16, 417—420.
Fukuda S., 1940. Induction of pupation in silkworm by implanting the prothoracic gland, *Proc. Imper. Acad.*, Tokyo, 16, 414—416.
Gaarder T., 1918. *Biochem. Z.*, 89, 48—93.
Gadeau de Kerville, 1936. Recherches expérimentales sur les conséquences de la décapitation et de la greffe de la tête d'insectes de différents ordres, *Bull. Soc. Amis Sc. nat. Rouen*, sér. 7, 62—63, 207.
Geigy R., Ochse W., 1940. Versuche über die inneren Faktoren der Verpuppung bei *Sialis lutaria*, *Rev. Suisse Zool.*, 47, 225—241.
Geigy R., Ochse W., 1940. Schnürungsversuche an Larven von *Sialis lutaria*, *Rev. Suisse Zool.*, 47, 183—184.
von Gierke E., 1932. Ueber die Häutungen und die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven der Mehlmotte *Ephestia kühniella*, *Arch. Entw. Mech.*, 127, 387—410.
Guareschi C., 1942. Ricerche comparative sulla catalasi degli Insetti. 2. Osservazioni sull'attivittà durente il ciclo di sviluppo di un coleottero (*Melasoma populi*), *Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim.*, 16, 488—496.
Guareschi C., del Pianto, 1941. Osservazioni sull'attivitta catalasica durante il ciclo di sviluppo della *Calliphora erythrocephala*, *Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim.*, 16, 488—489.
Guareschi C., Stefanelli A., 1942. L'attività respiratoria della *Calliphora erythrocephala* durante il ciclo larvale e pupale, *Atti Accad. Ital.*, Rend., 7, 3, 464—470.
Hachlow V., 1931. Zur Entwicklungsmechanik der Schmetterlinge, *Arch. Entw. Mech.*, 125, 26—49.
Hadorn E., 1937. An accelarating effect of normal ging-glands on puparium formation in lethal larve of *Drosophila melanogaster*, *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 23, 478—484.
Hadorn E., 1937. Hormonale Kontrolle der Pupariumbildung bei Fliegen, *Naturwissenchaften*, 25, 681—682.
Hadorn E., 1937. Transplantation of gonade from lethal to normal larve in *Drosophila melanogaster*, *Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med.*, 36.
Hadorn E., Neel J., 1938. Der hormonale Einflüsse der Ringdrüse auf die Pupariumbildung bei Fliegen, *Arch. Entw. Mech.*, 138, 281—304.
Hadorn E., Neel J., 1938. The accelerating effect of ring gland injection upon puparium formation in the normal and hybrid *Drosophila* larvae, *Genetics*, 23.
Hadorn E., 1941. Hormonale und genetische Voraussetzungen der Metamorphose, *Rev. Suisse Zool.*, 48, 495—507.
Hanstrom B., 1936. Ein eigenartiges Rhynchotengehirn, *Opusc. Entom. Lund*, 1, 20—26.
Heller J., 1925. Untersuchungen über die Metamorphose der Insekten, I. Stoffwechsel und Entwicklungsdauer bei *Deilephila Euphorbiae*, *Pflüger's Arch.*, 210, 735—754.
Heller J., Sauerstoffverbrach der Schemetterlingspuppen in Abhängigkeit der Temperatur, *Z. vergl. Physiol.*, 11, 448—460.
Heller J., Moklowska A., 1930. Ueber die Zusammensetzung des Raupenblutes bei *Deilephila euphorbiae* und deren Veränderungen im Verlauf der Metamorphose, *Biochem. Z.*, 473—489.
Hemminsgen A. M., 1934. The blood sugar of some invertebrates, *Skand. Ark. Physiol.*, 45, 205.
Hitchcock F. A., Haub J. G., 1943. The interconversion of foodstuffs in the blowfly *Phormia regina*. III. Chemical composition of larvae, pupae and adults, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 34 (1), 32—37.
Hoop M., 1933. Häutungsbiologie einiger Insekten, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 57, 433—464.
Hoskins W. M., Craig R., 1935. Recent progress in Insect Physiology, *Physiol. Rev.*, 15, 525—596.

Kapzow S., 1911. Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula bei Insekten, *Z. wiss. Zool.*, **98**, 297—337.
von Kemnitz G. A. Z., 1916. *Biol.*, 67, 129—244.
Kellner O., 1884. *Landw. Versuche St.*, **30**, 59.
Kemper H. Z., 1931. Beiträge zur Biologie der Bettwanze (*Cimex lectularius*), Ueber die Häutung, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 22, 53—109.
Khouvine Y., Gregoire J., 1940. Étude biochimique de la métamorphose de *Calliphora erythrocephala*, *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 25, 506—511.
Klein H. Z., 1932. Studien zur Oekologie und Epidemiologie der Kohlweislinge, *Z. angew. Entom.*, **19**, 395—448.
Kopec S., 1912. Ueber die Funktionen des Nervensystems der Schmetterlinge während den successiven Stadien ihrer Metamorphose, *Zool. Anz.*, **40**, 353—350.
Kopec S., 1917. Experiments on metamorphosis of Insects, *Bull. Intern. Acad. Sc. Cracovie, Math. et Sc. Nat.*, 57—60.
Kopec S., 1922. Studies on the necessity of the brain for the inception of insect metamorphosis, *Biol. Bull.*, **42**, 325—342.
Kopec S., 1924. Studies on the influence of inanition on the development and duration of life in insects, *Biol. Bull.*, **46**, 1—12, 23—24.
Kopec S., 1924. Untersuchungen über Kastration und Transplantation, *Roux' Arch.*, 33.
Kopec S., 1927. Ueber die Entwicklung der Insekten unter dem Einfluss der Vitaminzugabe, *Biol. gener.*, **3**, 375—384.
Kreyenberg J., 1928. Experimentell-biologisch Untersuchungen über *Dermestes lardarius* und *D. vulpinus.* Ein Beitrag zur Frage der Inkonstanz der Häutungszählen bei Coleopteren, *Z. angew. Entom.*, **14**, 140—188.
Krogh A., 1914. *Z. allg. Physiol.*, **16**, 178—190.
Kühn A., Piepho H., 1938. Die Reaktionen der Hypodermis und der Versonsche Drüsen auf den Verpuppungshormon bei *Ephestia kühniella*, *Biol. Zbl.*, 58, 12—51.
Kühnelt W., 1928. Ueber den Bau des Insektenskelettes, *Zool. Jhrb. Anat.*, **50**, 219—278.
Kuwana Z., 1940. Reducing power of the body fluid of *Bombyx mori.* 2. Reduction of redox dyes and oxygen uptake, *Jap. Journ. Zool.*, **9**, 127—137.
Lafon M., 1943. Recherches biochimiques et physiologiques sur le squelette tégumentaire des Arthropodes, *Ann. Sc. natur.*, *Zool.*, sér. 2, **5**, 113—146.
de Lerma B., 1932. Osservazioni sui corpora allata della grillotalpa, *Arch. Zool. Ital.*, **17**, 417—433.
de Lerma B., 1933. I corpori faringei degli Ortotteri. Prova sicura della esistenza di ghiandole endocrine negli Arthropodi, *Rend. R. Acad. Lincei*, **17**, 1105—1108.
de Lerma B., 1936. L'attività endocrina negli Invertebrati, *Attual. Zool.*, *Suppl. Arch. Zool. It.*, **2**, 83.
de Lerma B., 1937. Osservazioni sull'systema endocrino degli Insetti (corpora allata e corpi faringei), *Arch. Zool. Ital.*, **24**, 151.
de Lerma B., 1942. Ricerche sperimentali sulle metamorfosi dei ditteri, *Boll. Zool.*, № 13.
Lindsay E., 1939, The oxygen-carbon dioxide exchange of a silver fish, Austral. *J. exper. Biol. a. Med.*, **17**, 367—374.
Ludwig D., 1931. *J. exper. Zool.*, **74**, 323—351.
Mauser F., 1934. *Akad. Anz. Wien.*, № 17.
Melampy R. M., Willis E. R., 1939. Respiratory metabolism during larval and pupal development of the honeybee *Apis mellifica*, *Physiol. Zool.*, **12**, 302—311.
Melampy R. M., Willis E. R., MacGregor S. E., 1940. Biochemical aspects of the differentiation of the female honeybee, *Physiol. Zool.*, **12**, 283—293.
Metalnikov S., 1908. Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria mellonella*, *Arch. Zool.*, **9**, 498—588.
Mukerji S., Batra N. R., 1938. A Note of the post embroynic development of eyes stripes and their correlation with the number of larval instars and the antennal segments in the cycle of *Schistocerca gregaria*, C. R. 5 Conf. Antiacridienne, Bruxelles.
Murao S., 1939. Untersuchungen über den Stoffwechsel des Fettstoffes im Seidenwurmkörper. Die von der körperlichen wachstumbegleitete Schwankung der Sterinmenge im Seidenwurmkörper, *Kumamoto Med. Journ.*, **1**, 402, 176.
Needham D. M., 1929. The chemical changes during the metamorphosis of insects, *Biol. Rev.*, **44**, 397—426.
Nyst R. H., 1941. Contribution à l'étude de l'hormone nymphogène. Ligatures, transplantations, mesures respiratoires, inteprétation nouvelle de la Ringdrüse des Diptères cyclorhaphes, *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **72**, 74—104.
Ogura S., 1933. Erblichkeitsstudien am Seidenspinner *B. mori*, Genetische Untersuchung der Häutung, *Z. Indukt. Abs. Lehre*, 64, 205—268.
Paillot A., 1937. Nouvelles recherches sur l'histophysiologie du corps adipeux et des tissus ectodermiques du *Bombyx* du mürier, *C. R. Acad. Sc.*, **205**, 1095—1116.

Передельский А. А., 1940. О регуляции продолжительности жизни, *ДАН СССР*, 27, № 6, 638.
Perez Z., 1940. Les cellules sécrétrices du cerveau de quelques Lépidoptères, *Ann. Fac. Sc. Porto*, 25, 92—94.
Pflugfelder O., 1937. Bau, Entwicklung und Funktion der corpora allata und cardiaca der *Dixippus morosus*, *Z. wiss. Zool.*, 149, 477—512.
Pflugfelder O., 1937. Untersuchungen über die Funktion der corpora allata der Insekten, *Verh. dtsch. zool. Ges.*, 121—129.
Pflugfelder O., 1938. Untersuchungen über die histologischen Veränderungen und des Kernwachstum der corpora allata von Termiten, *Z. wiss. Zool.*, 150, 161—167.
Pflugfelder O., 1938. Farbveränderungen und Gewebsentartungen nach Nervendurchschneidung und Extirpation der corpora allata von *Dixippus morosus*, *Verh. dtsch. zool. Ges.*, 151, 149.
Pflugfelder O., 1939. Hormonale Wirkungen im Lebensablauf der Stabheuschrecken, *Forsch. Fortschr.*, 15, 162—163.
Pflugfelder O., 1939. Beinflussung von Regenerationsvorgängen bei *Dixippus morosus* durch Exstirpation und Transplantation der corpora allata, *Z. wiss. Zool.*, 152, 159—184.
Pflugfelder O., 1939. Wechselwirkungen von Drüsen innerer Sekretion bei *Dixippus morosus*, *Z. wiss. Zool.*, 152, 384—408.
Pflugfelder O., 1940. Austauch der verschieden Alter corpora allata bei *Dixippus morosus*, *Z. wiss. Zool.*, 153, 108—135.
Pflugfelder O., 1941. Tatsachen und Probleme der Hormonforschung bei Insekten, *Biol. gen.*, 15, 197—236.
Piepho H., 1938. Nichtartspezifische Metamorphosehormone bei Schmetterlingen. Die experimentelle Auslösebarkeit überzähligen Häutungen und vorzeitigen Verpuppung an Hautstücken bei Kleinschmetterlingen, *Naturwissenschaften*, 26, 383.
Piepho H., 1938. Wachstum und totale Metamorphosen an Hautimplantaten von Schmetterlingen, *Biol. Zbl.*, 58, 356—366.
Piepho H., 1938. Ueber die Auslösung der Raupenhäutungenverpuppung und imaginale Entwicklung an Hautimplantaten von Schmetterlingen, *Biol. Zbl.*, 58, 481—495.
Piepho H., 1939. Hemmung der Verpuppung durch corpora allata von Jungraupen bei der Wachsmotte *Galleria mellonella*, *Naturwissenschaften*, 27, 675—705.
Piepho H., 1939. Ueber der Determinationzustand der Vorpuppenhypodermis bei der Wachsmotte, *Galleria mellonella*, *Biol. Zbl.*, 59, 314—326.
Piepho H., 1940. Ueber die Hemmung der Verpuppung durch corpora allata. Untersuchungen an der Wachsmotte *Galleria mellonella*, *Biol. Zbl.*, 60, 367—393.
Piepho H., 1942. Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie der Insektenmetamorphose. Ueber die Puppenhäutung der Wachsmotte *Galleria mellonella*, *Arch. Entw. Mech.*, 141, 500—583.
Piepho H., 1943. Wirkstoffe in der Metamorphose von Schmetterlingen und anderen Insekten, *Naturwissenschaften*, 31, 329—335.
Plagge E., 1938. Weitere Untersuchungen über das Verpuppungshormon bei Schmetterlingen, *Biol. Zbl.*, 58, 1—11.
Плотников В. И., 1924. Ueber die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten, *Z. wiss. Zool.*, 76, 333—366.
Poisson R., 1924. Contribution à l'étude des hémiptères aquatiques, *Bull. Biol.*, 58, 49—204.
Portier P., De Rorthays E. R., 1928. Sur l'évolution pondérale des chrysalides de Lépidoptères, *C. R. Soc. Biol.*, 39, 1954—1956.
Portier R., De Rorthays R. E., 1928. Interprétation de la constance de poids que présentent certaines chrysalides pendant une longue période de leur existence, *C. R. Soc. Biol.*, 99, 1956—1958.
Poulson D. F., 1935. Oxygen consumption of Drosophila pupae. 1. *Drosophila melanogaster*, *Z. vergl. Physiol.*, 22, 466—472.
Поярков Э. Ф., 1910. *Arch. Anat. Mic.*, 12, 33—474.
Przibram H., Werber E. I., 1907. Regenerationversuche allgemeinerer Bedeutung bei Börsentschanzen (*Lepismatidae*), *Arch. Entw. Mech.*, 23, 615—631.
Radtke A., 1942. Hemmung der Verpuppung beim Mehlkäfer *Tenebrio molitor*, *Naturwissenschaften*, 451—452.
Ramchandra Rao, 1938. A report on the work done by research staff under the Locust research entomologist to the Imperial Council of Agric, Res. at Karachi, 1937, New Delhi.
Robinson W., Wilson G. S., 1930. Changes in the concentration of urease during pupal development of the blowfly *Phormia regina*, *Parasitology*, 25, 455—459.
Rudolfs W., 1929. Studies on chemical changes during the life cycle of the tent caterpillar, *Malacosoma americana*. IV. Glycogen, *J. N. Y. Entom. Soc.*, 37, 17—23.
Sacchi R., 1926. Sulle consequenze della decapitazione e dello strozzamento di larve del baco da seta, *Bool. R. St. Sperim. Gesic. e Bachic. Ascoli Piceno*, 5, 157—169.

S a k u r a i M., 1928. Sur la glande trachéale de quelques insectes, *C. R. Acad. Sc.*, **187**, 614—615.
S c h a r r e r B., 1941. Neurosecretion. II. Neurosecretory cells in the central nervous system of the cockroach, *J. comp. Neurol.*, **74**, 93—108.
S c h a r r e r B., 1943. The influence of the corpora allata on egg development in an Orthopteran, *Leucophaea maderae*, *Anat. Rec.*, **87**, 242—251.
S c h a r r e r B., S c h a r r e r E., 1944. Neurosecretion. VI. A comparison between the intercerebralis-cardiacum-allatum system of the insects and the hypothalamo-hypophyseal system of the vertebrates, *Biol. Bull.*, **87**, 242—251.
S c h w a n n H., 1940. Beitrag zur Kenntnis der Atmung holometaboler Insekten während der Metamorphose, *Ark. Zool.*, **32**, A. H. 2, № 9.
S t r a u s s J., 1911. Die chemische Zusammensetzung der Arbeitsbienen und Dröhnen während ihren verschiedenen Entwicklungsstadien, *Z. Biol.*, **56**, 347—397.
T a n g l F., 1910. Embryonale Entwicklung und Metamorphose vom energetischen Standpunkte ausbetrachtet, *Pflüger's Arch.*, **140**, 55.
T a y l o r I. R. J., 1927. Oxygen consumption of individual pupae during metamorphosis, *J. Morphol.*, **44**, 313—339.
T a y l o r I. R. J., C r e s c i t e l l i F. J., 1937. *J. cell. a. comp. Physiol.*, **10**, 93—112.
T e r r e L., 1898. Sur les troubles physiologiques qui accompagnent la métamorphose des Insectes hémimétaboliens, *Bull. Biol. Fr. Belg.*
T h o m s e n E., 1940. Relation between corpus allatum and ovaries in Adult flies, *Nature*, **145**, 28.
T h o m s e n E., 1941. Ringdrüse und corpus allatum bei Musciden, *Naturwissenschaften*, **29**, 605—606.
T h o m s e n E., 1942. An experimental and anatomical study of the corpus allatum in the blow-fly *Calliphora erythrocephala*, *Vidensk. Med. Dansk. Nat. Faren.*, **106**, **320**.
T i t s c h a c k E., 1936. Untersuchungen über das Wachstum, der Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung von *Tineola biseliella*; gleichzeitig ein Beitrag zur Klärung der Insektenhäutung, *Z. wiss. Zool.*, **128**, 509—569.
T o w e r W. L., 1906. Observations on the changes in hypodermis and cuticula of *Coleoptera* during metamorphosis, *Biol. Bull.*, 176—192.
V a n e y C., M a i g n o n F. C., 1905. Variations subies par le glucose, la graisse et les albumines solubles au cours des métamorphoses du ver à soie, *C. R. Acad. Sc.*, **140**, 1192—1195.
V o g t M., 1941. Anatomie der pupalen *Drosophila*. Ringdrüse und ihre mutmasliche Bedeutung als imaginale Metamorphosezentrum, *Biol. Zbl.*, **61**, 148—158.
V o g t M., 1942. Ein drittes Organ in der larvalen Ringdrüse von *Drosophila*, *Naturwissenschaften*, 66—67.
V o g t M., 1942. Zur Hormonale Bedeutung der *Drosophila* Gehirns und seiner hormonalbedingter imaginale Entwicklung, *Naturwissenschaften*, 470—471.
V o g t M., 1942. Die Puparisierung als Ringdrüsenwirkung, *Biol. Zbl.*, **62**, 149—154.
V o g t M., 1943. Zur produktion und Bedeutung metamorphosefödender Hormone während der Larvenentwicklung der *Drosophila*, *Biol. Zbl.*, **63**, 395—446.
V o g t M., 1943. Zur Kenntnis der Larvalen und pupalen Corpus allatum von *Calliphora*, *Biol. Zbl.*, **63**, 56—71.
V o l k o n s k y M., 1938. Sur la formation des stries oculaires chez les Acridiens, *C. R. Soc. Biol.*, **129**, 154.
W a c h t e r S., 1930. The moulting of the silkworm and a histological study of the moulting gland, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **23**, 381—389.
W e e d I. G., 1936. Experimental study of the function of the corpora allata of grasshopper *Melanoplus differentialis*, *Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med.*, **34**, 883—885.
W e i n l a n d E., 1906. Ueber den anaeroben (anoxybiotischen) Abschnitt der intermediären chemischen Prozesse in der Puppen der *Calliphora*, *Z. Biol.*, 48, 87—140.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1933. The physiology of the cuticle and of ecdysis in *Rhodnius prolixus*; with special references to the function of oenocytes and of the dermal glands, *Q. J. microsc. Sc.*, **76**, 269—318.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1934. The physiology of the ecdysis in *Rhodnius prolixus*. Factors controlling moulting and metamorphosis, *Q. J. microsc. Sc.*, **77**, 191—222.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1935. Functions of the corpus allatum in Insects, *Nature*, **136**, 338—339.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1936. The function of the corpus allatum in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus*, *Q. J. microsc. Sc.*, **79**, 91—121.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1937. Wound healing in an Insect (*Rhodnius prolixus*), *Q. J. exper. Biol.*, **14**, 364—381.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1939. Source of the hormone in *Rhodnius* (*Hemiptera*), *Nature*, **144**, 753.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1940. The determination of characters at metamorphosis in *Rhodnius prolixus*, *J. exper. Biol.*, **17**, 180—200.

Wigglesworth V. B., 1940. Factors controlling moulting and metamorphosis in an insect, *Nature*, 146, 725.
Willers W., 1916. *Z. wiss. Zool.*, 116, 43—74.
Williams C. M., 1946. Physiology of insect dispause: the role of the brain in the production and termination of pupal dormancy in the giant silkworm, *Platysamia cecropia*, *Biol. Bull.*, 90, 234—244.
Wolsky A., 1938. The effect of carbon monoxide on the oxygen consumption of *Drosophila melanogaster*, *J. exper. Biol.*, 1, 224—225.
Wolsky A., 1941. Quantitative changes in the substrate deshydrogenase system of *Drosophila* pupae during metamorphosis, *Science*, 2, 48—49.
Yalvac S., 1939. Histologische Untersuchungen über die Entwicklung der Zecken adultus in der Nymphe, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 35, 535—585.
Yuill J. S., Craig R., 1937. The nutrition of the flesh fly larvae, *Lucilia sericata*, II. The development of fat, *J. exper. Zool.*, 75, 169—178.

Глава III

ПИЩЕВАРЕНИЕ И ПИТАНИЕ

Морфологию пищеварительного канала мы рассмотрим лишь в общих чертах, а биохимические и физиологические процессы пищеварения и питания разберем более подробно.

У ротового конца пищеварительного канала насекомых расположены либо грызущие мандибулы, либо колющие стилеты, либо вытягивающийся хоботок, либо другие органы, подробно описываемые во всех учебниках энтомологии. У прямокрылых морфологическое строение мандибул различается (подобно зубам млекопитающих) в зависимости от питания этих насекомых растительной или животной пищей; подобные изменения желательно было бы исследовать и у других грызущих насекомых (Изели, 1944).

За мандибулами и ротовой полостью следуют *мускулистая глотка* и *пищевод*, в задней части которого иногда наблюдается расширение—*зоб*, или *преджелудок*. Все эти отделы образуют *переднюю кишку*, отделяющуюся от *средней кишки* (или собственно желудка) *кардиальным клапаном*. Средняя кишка отделяется от *задней кишки* *пилорическим клапаном*. Задняя кишка состоит из нескольких отделов (эпителий которых имеет различные характерные особенности) и заканчивается анусом, снабженным многочисленными мышцами. *Мальпигиевы сосуды* (органы выделения) обычно открываются в просвет кишечного канала на границе между средней и задней кишкой.

ФИЗИОЛОГИЯ ПЕРЕДНЕЙ КИШКИ

Передняя кишка выполняет функцию резервуара, в ней происходит размельчение пищи и, по крайней мере у некоторых видов насекомых, начальные стадии пищеварения.

ПЕРЕДНЯЯ КИШКА КАК РЕЗЕРВУАР

Очень часто пища в большом количестве накапливается в зобе, стенки которого могут сильно растягиваться (например, зоб саранчи непосредственно после поглощения пищи). Отсюда пища постепенно и небольшими порциями поступает в среднюю кишку (*Glossina*, *Musca*, *Calliphora*—Грэхем-Смит, 1934). У саранчевых, судя по радиограммам передней кишки, этот переход происходит довольно быстро (Шовен, 1945). У кузнечиков *Tettigoniidae* он несколько замедлен (Нильсен, 1942). У кровососущих *Haematopota*, напротив, заглоченная кровь скапливается в передней кишке лишь после того, как заполняется желудок (Бэкстон, 1939). То же наблюдается и у комаров, питающихся кровью; однако если эти насекомые поглощают сахаристую жидкость, то пища накапливается сначала в зобе и затем лишь постепенно переходит в среднюю кишку (де Буассезон, 1930; Мак-Грегор, 1930). Приходится предположить наличие у насекомых рефлекса, вызываемого вкусовыми ощущениями или раздражением стенки зоба, приводящего к сокращению

специализированных групп мышц. Напомним также, что именно в зобе накапливается воздух, раздувающий тело насекомого во время линьки. Иногда в небольших выростах (дивертикулах) пищевода скапливаются различные вещества, например смола у соснового пилильщика (Сент-Илер, 1931), или воздух, поглощаемый комарами вместе с пищей (Мак-Грегор, 1930).

РАЗМЕЛЬЧЕНИЕ ПИЩИ В ПЕРЕДНЕЙ КИШКЕ

В зобе часто имеются более или менее крупные хитиновые щетинки; однако эти образования сильнее развиты в *мускульном желудке*, или преджелудке, расположенном за зобом. Преджелудок хорошо развит у таракана; пищевые частички, находящиеся у выхода из этого органа, гораздо мельче, чем у входа в него. Длинные и острые щетинки, расположенные в преджелудке блох, повидимому, служат для разрывания эритроцитов (Фааш, 1931). Волоски зоба пчел играют роль фильтра; они отделяют взвешенные в сиропе пыльцевые зерна и пропускают их в среднюю кишку без жидкости (Уиткомб и Вильсон, 1929).

ПИЩЕВАРЕНИЕ В ПЕРЕДНЕЙ КИШКЕ

Уже в передней кишке пища начинает обрабатываться пищеварительными ферментами, в первую очередь слюной. У прямокрылых рефлекторно отрыгиваемая жидкость богата ферментами; следовательно, пищеварение, несомненно, начинается в зобе. Высказывалось даже мнение (Сенфорд, 1918), что у таракана процесс пищеварения в основном происходит в зобе. Действительно, в содержимом зоба таракана можно найти ряд ферментов; однако было бы ошибкой считать, что в зобе происходит всасывание жиров, так как в нем нет липазы. Обнаруживаемая иногда в зобе липаза отрыгивается в него из средней кишки (Эбботт, 1926). Жиры, содержащиеся в клетках стенки зоба, повидимому, находятся там неопределенно долгое время и, безусловно, попадают туда не в результате всасывания. В вытяжках из передней части пищеварительного канала отсутствуют также ферменты, разлагающие углеводы. Наконец, стенка зоба непроницаема как для воды, так и для сахаров (Уигглсуорз, 1927). У жужелиц наблюдается внекишечное пищеварение (см. ниже), и поэтому процесс переваривания пищи происходит главным образом в зобе (Шлоттке, 1937), у пчелы также в зобе под действием пищеварительных ферментов нектар цветков превращается в мед.

Функция кардиального клапана заключается не в том, чтобы препятствовать отрыгиванию содержимого средней кишки в переднюю, как думали раньше; у большинства видов насекомых его строение не соответствует такому назначению (Уигглсуорз, 1929—1930); кроме того, из вышеизложенного видно, что отрыгивание секрета, выделяемого стенками желудка, происходит довольно часто.

ПЕРИТРОФИЧЕСКАЯ МЕМБРАНА

Перитрофическая мембрана представлет собой тонкую оболочку, обволакивающую пищевой комок и предохраняющую стенку средней кишки от соприкосновения с плохо размельченными частицами пищи. Она отсутствует у полужесткокрылых и у чешуекрылых, питающихся жидкой пищей, а также у многих гематофагов: слепней, комаров, блох и вшей (Кастельнуово, 1934; Девис, 1927; Ден, 1933; Воинов, 1938; Чанг Юнг Таи, 1929; Павловский и Зарин, 1922; Грин, 1931). Однако она была обнаружена у *Anopheles* (Ягужинская, 1940). Мембрана отсутствует также у жужелиц и плавунцов; у последних секреция кишечника голокринного типа и его клетки полностью распадаются во время переваривания пищи. Перитрофи-

ческая мембрана отсутствует также и у медведки; правда, у этого насекомого средняя кишка очень коротка и защищена четырьмя хитинизированными выростами кардиального клапана, простирающимися почти до начала задней кишки (Кено, 1895). Мембрана не обнаружена также у муравьев и личинок *Anthrenus* (Мёбус, 1897).

Образование мембраны. У палочников, саранчевых, поденок, стрекоз, гусениц, *Tenebrio* и других жуков (Деегенер, 1909; Виньон, 1901), пчел и ос перитрофическую мембрану выделяют клетки средней кишки путем последовательных отслоений апикального полюса клеток. Таким образом, она кажется состоящей из ряда более или менее плотно соединенных пластинок. Однако мембрана, повидимому, не является продуктом выделения апикального полюса эпителиальных клеток (хотя на ней иногда заметна соответствующая исчерченность), так как она содержит хитин, а исчерченная поверхность апикального полюса клеток его не имеет (Ден, 1937). Во всяком случае, образование мембраны происходит достаточно интенсивно, так как личинки пчел и ос выделяют, по меньшей мере, до 12 мембран в день (Ренгель, 1903), а голодные личинки стрекозы *Aeschna*—по 2 мембраны в день (Оберто, 1932).

У личинок и взрослых двукрылых, уховерток и, может быть, термитов перитрофическая мембрана вырабатывается группой специальных клеток, расположенных около передней границы средней кишки (Уигглсуорз, 1930; Монталенти, 1930; Кено, 1895). Образование мембраны происходит в особом кольцевом вздутии, образуемом кардиальным клапаном. Клетки клапана, расположенные в этом месте, снабжены плотной кутикулой; сильные мышцы, а также кровеносные синусы, способные растягиваться под давлением гемолимфы, помогают клапану выполнять роль пресса по отношению к перитрофической мембране. Его внутренние и наружные стенки иногда снабжены зубцами (*Simulium*, *Tabanus*), функционирующими в качестве «зубчатого механизма» при перистальтических движениях, увлекающих мембрану к заднему концу тела.

Функция мембраны. Перитрофическая мембрана насекомых (за исключением, быть может, пчел), повидимому, состоит из хитина, связанного с белком (Кузьменко, 1940). По отношению к красителям она функционирует как ультрафильтр. Красители с мелкими молекулами проходят через нее, реабсорбируются в задней части средней кишки и попадают в гемолимфу (*Carausius*—Кастельнуово, 1934). Однако возможность проникновения через мембрану зависит не только от величины молекул; литиевый кармин не проходит через мембрану у *Carausius*, но проникает через нее, хотя с трудом, у пчел и термитов. На основании этого можно сделать вывод, что у палочника поры в мембране мельче, чем у других насекомых. Однако сахарат железа, молекулы которого крупнее, чем у литиевого кармина, легко проходит через перитрофическую мембрану палочника и пчелы и не проходит через мембрану термитов.

Повидимому, в проницаемости мембраны должна играть роль не только величина молекул, но и какие-то другие факторы (осмотическое давление, электрический заряд частиц и т. д.; Кастельнуово, 1934).

ФИЗИОЛОГИЯ СРЕДНЕЙ КИШКИ

Этот участок кишечника состоит из высоких цилиндрических клеток, форма которых резко отличается от клеток передней кишки. Их сторона, обращенная к просвету кишки, превращена в палочковидно-исчерченный слой. Этот слой образован неподвижными палочками, склеенными друг с другом (наиболее частый случай), или состоит из настоящих мерцательных

ресничек, не связанных друг с другом, но не обладающих способностью к самостоятельным движениям (гусеницы и личинки пилильщика *Tenthredo*). У пилильщиков *Cimbex* высота этого слоя превышает высоту клеток (Френцель, 1886). Среди высоких клеток попадаются клетки, несколько напоминающие бокаловидные (гусеницы, поденки); одни авторы считают их стареющими клетками, другие—особой клеточной формой.

Во время пищеварения в клетках средней кишки иногда не наблюдается никаких гистологических изменений (*Chironomus*—Виньон, 1899; личинки комаров—Уигглсуорз). У других видов насекомых ядро клеток выделяет гранулы, превращающиеся в вакуоли (*Nematus*, *Acridium*, личинки мух). У таракана главную роль играют митохондрии базальной части клеток и аппарат Гольджи (Грессон, 1934). Ряд авторов описывает различные картины, наблюдающиеся при выделении капель секрета в просвет кишки; многие из этих картин, без сомнения, являются артефактами.

Секреция средней кишки может быть *голокринной* или *мерокринной*[1], при этом у одной и той же особи наблюдаются все переходы между этими двумя типами секреции. Например, у прямокрылых нормальная секреция протекает по типу мерокринной, а после длительного голодания—по типу голокринной (Шинода, 1927). У пчел, блох и *Galerucella* можно наблюдать оба типа одновременно. У водолюбов, *Tenebrio* и других жесткокрылых через каждые 48 час. весь поверхностный слой эпителия средней кишки отделяется и заменяется новым (Френцель, 1886; Бидерман, 1898; Ньюкомер, 1914).

В средней кишке насекомых имеются *регенерационные крипты*, состоящие из мелких эмбриональных клеток. Они расположены более или менее скученно и делятся либо непрерывно, либо через определенные промежутки времени (например, у таракана—Грессон, 1934). У некоторых насекомых кишечный эпителий полностью обновляется при каждой линьке (*Thysanura*, *Collembola*, *Galleria* и *Psychoda*, термиты, *Dermestidae*, *Anthrenus*). У других это происходит лишь при превращении личинки в куколку; эпителий личинки сбрасывается в просвет кишки, где он образует *желтое тело* (*Vanessa*, *Popillia*, *Ptinus*). У *Calliphora* в период окукливания средняя кишка полностью разрушается и ее содержимое попадает в полость тела (Перец, 1910).

По общепризнанному мнению, в средней кишке происходят основные пищеварительные процессы секреции и всасывания. Вследствие наличия перитрофической мембраны всасываются только растворы, твердые частички не абсорбируются. У многих насекомых секреция и всасывание осуществляются одними и теми же клетками. Всасывающие клетки неоднократно пытались выявить, вводя насекомым с пищей соли железа, которые затем можно было бы обнаружить в этих клетках путем реакции с берлинской лазурью; на таракане были получены противоречивые результаты (Кено, 1898; Штейдель, 1913; Грессон, 1934). У плавунца всасывание осуществляется клетками, расположенными между криптами и в устье крипт; однако многие из этих клеток могут одновременно выполнять и секреторную функцию, причем был даже определен их функциональный ритм (Дуспива, 1939). Жиры всасываются в средней кишке после предварительного их гидролиза. Капельки жира, часто наблюдаемые в этом участке кишечника, представляют собой главным образом запасные вещества. В клетках могут также содержаться белковые кристаллы (в ядре клеток *Tenebrio*) или различные гранулы, иногда заключающие известь (пчелы—Келер, 1910).

Средняя кишка разделяется иногда на области с различной функцией. Так, у личинок мух *Lucilia* различают передний и задний отделы, обладающие одинаковым гистологическим строением и выделяющие пищевари-

---

[1] При голокринной секреции вся клетка железы полностью распадается; при мерокринной секреции расходуется лишь часть клетки железы и она может продолжать функционировать.—*Прим. ред.*

тельные ферменты, и средний отдел, имеющий сильно кислую реакцию и не выделяющий ферментов (Хобсон, 1931). У *Glossina* насосанная ею кровь в первом отделе желудка частично обезвоживается, но переваривание ее еще не начинается. Затем кровь поступает в следующий отдел, где она переваривается, а вслед за этим она поступает в последний отдел, где, повидимому, происходит всасывание (Уигглсуорз). Совершенно несомненно, что у личинок комаров *Aëdes* в последней части средней кишки образуется гликоген (Уигглсуорз, 1942); то же можно сказать и о гусеницах *Prodenia eridania* (Егер, 1941).

У полужесткокрылых, в особенности у кошенили, кишка имеет необычайно сложную форму; так, у червецов желудок развивается из задней кишки (Пессон, 1944). Предполагают, что подобное приспособление облегчает непосредственное удаление воды из пищи (см. ниже). Однако средняя кишка не только выполняет пищеварительную функцию, но и играет важную роль в процессах экскреции.

ФИЗИОЛОГИЯ ЗАДНЕЙ КИШКИ

В задней кишке различают обычно два отдела: *тонкую кишку* и более широкую *прямую кишку*. Эти участки выстланы более тонкой хитиновой кутикулой, чем передняя кишка, и, в отличие от последней, их кутикула проницаема для воды. В прямой кишке обычно имеется 6 утолщений или *ректальных желез*, расположение и строение которых весьма различно. Часто (например, у пчел) к наружной поверхности прямой кишки прилегают участки тканей, богато снабженные трахеями (Трапман, 1923; Эвениус, 1933), что указывает на усиленный обмен в этой области[1].

Задняя кишка отделяется от средней *пилорическим клапаном*. Этот клапан имеет сфинктор, который время от времени открывается, чтобы пропустить содержимое средней кишки. Пищевой комок в это время обычно очень жидкий, но в прямой кишке он теряет много воды вследствие всасывания ее стенками этого участка кишечника. Вскрывая пищеварительный канал любого саранчевого, можно проследить изменения консистенции содержимого кишечника. В средней кишке пищевая масса жидкая; в прямой кишке она становится более густой. У личинок *Cetonia* и насекомых, питающихся древесиной, прямая кишка сильно расширена. Она содержит различных симбионтов, и, повидимому, именно в ней осуществляется процесс пищеварения, а возможно, и всасывания. Однако переваривание жиров не сопровождается их всасыванием в прямой кишке; красящие вещества, напротив (по крайней мере, в некоторых случаях), задерживаются в ней (Горка, 1924; Штейдель, 1913). У плавунца задняя кишка служит для накопления воды, растягивающей кожные покровы во время линьки; т. е. в данном случае она играет ту же роль, которую у других насекомых выполняет передняя кишка. Наконец, ректальные железы имеют особые расширения, снабженные кутикулой с шипами и способствующие продвижению перитрофической мембраны (Грэхем-Смит, 1934). Аналогичный «зубчатый механизм» кардиального клапана описан выше.

Образование и химический состав экскретов будут разобраны в главе IV.

---

[1] По данным Е. Павловского и Э. Зарина (1922), стенки расширения задней кишки зимой выделяют каталазу. Секреция этого фермента сразу же прекращается после первого очистительного вылета пчел, когда они освобождаются от накопившихся за всю зиму фекальных масс, растягивающих названный участок задней кишки до огромных размеров. Такое сезонное выделение каталазы, очевидно, связано с накоплением фекальных масс и с какой-то нейтрализацией их влияния на организм зимующей пчелы. Указанные авторы полагают, что каталаза выделяется ректальными железами пчелы. Несомненно, что функции ректальных желез у разных насекомых различны. Вопрос этот заслуживает тщательного изучения.—*Прим. ред.*

ПЕРИСТАЛЬТИЧЕСКИЕ ДВИЖЕНИЯ КИШЕЧНИКА

Перистальтические движения кишечника у насекомых изучены очень слабо. Для того чтобы выяснить, какая физиологическая жидкость больше всего способствует выполнению этой функции у *Periplaneta americana*, применяли метод графических записей (Гриффитс и Таубер, 1940). Если принять за мерило продолжительность, регулярность и интенсивность сокращений кишки, то наилучшим приходится считать следующий раствор:

NaCl	16,63 *г*
KCl	0,45 »
$CaCl_2$	0,50 »
Вода	1 *л*

В этом растворе при 26° и постоянном доступе кислорода передняя кишка сохраняет подвижность в течение 13 час. В зобе наблюдаются перистальтические и антиперистальтические движения, а также сокращения всей его задней трети в целом. Перистальтические движения начинаются у пищевода и распространяются до начала преджелудка. Наблюдаются также самостоятельные сокращения преджелудка, регулируемые грудными ганглиями; сокращения зоба, повидимому, не связаны с регулирующим действием центральной нервной системы.

Подобные сокращения можно также наблюдать на кишечнике саранчи (Шовен), помещенном в раствор Тироде без глюкозы. Они слагаются из трех фаз: быстрого сокращения, периода покоя и крайне медленного расслабления. Перистальтические движения состоят в основном из укорочения кишки в продольном направлении, сопровождаемого возвратом к нормальной длине; они обусловливаются главным образом сокращением продольной мускулатуры кишечника, в частности передней кишки. Хлористый барий значительно усиливает сокращения или, если последние задерживаются, вызывает их. Другие вещества, оказывающие фармакодинамическое действие (ацетилхолин, эзерин, различные ионы), не влияют на эти сокращения. Перистальтические движения кишечника происходят и у обезглавленных насекомых (за исключением *Periplaneta fuliginosa*—Егер, 1931).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФЕРМЕНТОВ (ШЛОТТАЕ, 1938)

ЛИПАЗЫ

В качестве субстрата используют насыщенный раствор трибутирина в фосфатном буфере (1 500 *см*³ воды, 1,5 *г* фосфата натрия, 0,4 *г* фосфата калия; pH 7,5). Смешивают 50 *см*³ этого раствора и 0,5 *см*³ глицериновой вытяжки фермента (см. ниже). Затем подсчитывают при помощи капельницы число капель, добавляемых к раствору при 20° за определенный промежуток времени. При разложении субстрата, равном 20—60%, скорость реакции прямо пропорциональна количеству введенного фермента. Единицей активности липазы является отношение между степенью разложения субстрата в вышеуказанных границах (в процентах) и временем (в минутах). После добавления 1 единицы липазы и 50 *см*³ насыщенного раствора трибутирина количество последнего при 20° снижается на 1% в 1 мин. Этим методом можно измерить количество липазы, составляющее до 0,001 единицы ее активности.

АМИЛАЗА

Активность других ферментов не удается определить так просто, как активность липазы, вследствие того, что между степенью разложения субстрата и длительностью действия этих ферментов не наблюдается прямой

пропорциональности. В этих случаях приходится составлять калибровочную кривую: последовательно разбавляют вдвое 0,5 *см*³ различных образцов фермента; каждый раз отмечают степень разложения субстрата за один и тот же промежуток времени, пока не будет достигнуто такое разведение, при котором разложение практически незаметно. По ординате отмечают степень разложения субстрата (например, при изучении амилазы увеличение количества глюкозы). По абсциссе откладывают единицы активности фермента, причем за единицу принимают минимальную степень разложения субстрата, которую можно считать достоверной (с учетом источника ошибок). Вычерчивают среднюю кривую, которая служит для калибровки образцов. Если имеется образец фермента, вызывающий образование *n мг* глюкозы в определенный промежуток времени, то можно определить его активность в указанных на кривой единицах, соответствующих величине *n* по ординате.

Для определения амилазы субстратом служит 1-процентный раствор крахмала, забуференный смесью фосфатов натрия и калия при pH 5,2. Для каждого опыта берут 5 *см*³ раствора крахмала, 2 *см*³ буфера и 0,5 *см*³ вытяжки фермента. Увеличение количества восстанавливающих сахаров измеряют методом Хагедорна—Иенсена после пребывания жидкости в течение 5 час. при 38° в присутствии небольшого количества толуола (в качестве вещества, тормозящего активность фермента).

ЛИХЕНАЗА

Лихеназу исследуют таким же методом, используя в качестве субстрата 0,15-процентный раствор лихенина.

МАЛЬТАЗА

Этот фермент изучают при помощи поляриметра Цейсса. В качестве субстрата используют 10-процентный раствор мальтозы в 9 частях воды и 1 части фосфатного буфера при pH 6,1. Для каждого измерения берут 18 *см*³ этого раствора и 0,5 *см*³ экстракта фермента. Во избежание мутаротации мальтозы 8 *см*³ раствора до измерения его вращательной способности смешивают с 1-процентным раствором соды и сильно встряхивают. Действие фермента при 38° должно продолжаться 24 часа (в присутствии толуола).

ПРОТЕАЗЫ

Активность протеаз определяется сложнее, чем активность других ферментов, так как вследствие наличия тормозящих факторов изгиб построенной кривой становится более или менее крутым. Кривую приходится делить на три отрезка, для которых единицы активности имеют разное значение. При исследовании протеаз в качестве субстрата применяют 6-процентный раствор казеина в цитратном буфере. Для получения этого буфера 6 *г* казеина смешивают с 12 *см*³ 1 н. KOH и 48 *см*³ воды; затем добавляют 40 *см*³ раствора цитрата. Величина pH раствора должна быть около 9. Для измерения берут 2 *см*³ раствора казеина, 1 *см*³ воды и 0,5 *см*³ экстракта фермента. Количество аминокислот определяют, титруя 0,5 *см*³ раствора казеина 0,01 н. спиртовым раствором едкого кали в присутствии тимолфталеина на фоне белой фарфоровой пластинки, освещенной электрической лампочкой «дневного света» в 100 *вт*. Едкое кали добавляют до появления слабого синего окрашивания. Ко второму образцу объемом 0,5 *см*³ добавляют такое количество абсолютного спирта, чтобы довести титр до 95, затем титруют вторично. Средняя величина из этих двух титрований показывает количество аминокислот (методика Вильштетера). Ту же операцию повторяют снова после пребывания смеси в течение 24 час. при 38° в присутствии толуола.

Карбоксиполипептидазы. Эти ферменты исследуют тем же методом, используя в качестве субстрата 2 *см*³ 0,5-процентного раствора хлорацетил-*l*-тирозина в буфере, содержащем цитрат натрия (0,3 *г* хлорацетил-*l*-тирозина + +30 *см*³ 0,1 н. раствора NaOH+14 *см*³ раствора цитрата + 16 *см*³ воды; pH 7). К этому субстрату добавляют 1 *см*³ воды и 0,5 *см*³ экстракта фермента.

Аминополипептидазы. Определение производят следующим образом: 0,5 *см*³ экстракта фермента и 1 *см*³ воды добавляют к 2 *см*³ раствора *l*-лейцилглицилглицина (0,6 *г* этого соединения +40 *см*³ 0,1 н. NaOH+20 *см*³ раствора цитрата; pH 7,6).

Дипептидазы. Эти ферменты исследуют при действии 0,5 *см*³ экстракта фермента+1 *см*³ воды на 1-процентный раствор глицилглицина (0,6 *г* этого соединения+30 *см*³+0,1 н. NaOH +22 *см*³ раствора цитрата+8 *см*³ воды; pH 7,9). Калибровочная кривая почти прямолинейна.

ВЫДЕЛЕНИЕ ФЕРМЕНТОВ

Органы растирают в небольшом количестве глицерина, эмульсия тканей мацерируется при 38° в течение 24 час. в присутствии тимола, затем жидкость фильтруют через стеклянный фильтр и хранят в холодильнике, добавив немного тимола.

Протеиназы (метод Дуспива). Сначала приготовляют раствор, служащий субстратом, смешивая 3 *г* казеина с 48 *г* мочевой кислоты и добавляя 21,6 *см*³ 0,1 н. HCl и каплю октилового спирта; затем, постепенно подливая воду и беспрерывно встряхивая, объем смеси доводят до 100 *см*³. Приготовляют буфер: в колбе на 100 *см*³ смешивают 4,52 *г* KH_4PO_3, 7,14 *г* лимонной кислоты и 48 *г* мочевой кислоты, затем добавляют воды до метки. Ниже указано, какое количество воды и NH_3 нужно добавить к 5 *см*³ маточного раствора, чтобы получить определенную величину pH.

pH при 40°	2н.NH_3, *см*³	Вода, *см*³
5,03	1,58	3,42
6,96	2,66	2,34
7,18	2,30	1,70
7,98	3,69	1,31
8,68	4,60	0,40

Фермент экстрагируется в смеси из 15 *см*³ 88-процентного глицерина, 2,5 *см*³ 15 *М* KH_2PO_4, 2,5 *см*³ Na_2HPO_4 и 30 *см*³ воды.

Приготовляют реактив Фолина и Сиокальто на фенолы: смешивают 100 *г* вольфрамовокислого натрия, 25 *г* молибдата натрия, 700 *см*³ воды, 50 *см*³ 85-процентной фосфорной кислоты, 100 *см*³ концентрированной HCl; кипятят в течение 10 час. с вертикальным холодильником. Затем добавляют 150 *г* сульфата лития, 50 *см*³ воды и несколько капель брома и кипятят, сняв холодильник, чтобы удалить избыток брома. Раствор охлаждают, разводят до объема 1 *л* и фильтруют. Реактив не должен иметь зеленоватого оттенка, который указывает на его восстановление, происходящее вследствие попадания примесей из воздуха. Затем 7 *мм*³ субстрата, 7 *мм*³ буфера и 7 *мм*³ экстракта фермента смешивают при помощи микропипетки в пробирке емкостью 300 *мм*³ и диаметром 3 *мм*. Пробирку закупоривают мягким воском и перемешивают раствор при помощи стального шарика, покрытого стеклом, который приводят в движение электромагнитом. Смесь выдерживают в течение определенного промежутка времени при 40°, удаляют

70 $мм^3$ жидкости и добавляют 140 $мм^3$ 0,3 *M* трихлоруксусной кислоты. Жидкости смешивают и центрифугированием отделяют осажденный казеин. В бюретку для титрования сливают 70 $мм^3$ прозрачной, отстоявшейся жидкости и добавляют 140 $мм^3$ 0,5 н. NaOH и 42 $мм^3$ реактива Фолина и Сиокальто на фенолы. Смесь размешивают тонкой стеклянной палочкой и рассматривают синий раствор при помощи рефрактометра Пульфриха с толщиной слоя 1 *см* и с фильтром 572. Составляют калибровочную кривую, принимая за исходный раствор 0,2857 *г* тирозина в 0,2 н. NaOH (20 $см^3$), доведенный до 100 $см^3$ путем добавления воды; приготовляют 7 разведений, таким образом, чтобы 7 $мм^3$ раствора содержали 20, 15, 10, 5, 2, 1, 0 *г* тирозина. Затем смешивают 7 $см^3$ раствора казеина, 7 $мм^3$ буфера и 7 $мм^3$ раствора тирозина и исследуют в рефрактометре Пульфриха. На основании результатов вычерчивают калибровочную кривую.

РАЗЛИЧНЫЕ РЕЖИМЫ ПИТАНИЯ

ВСЕЯДНЫЕ НАСЕКОМЫЕ (ПОЛИФАГИ)

Лучшим представителем этой группы служит таракан *Blatta*, питание которого хорошо изучено. Поглощаемые им пищевые вещества сначала пропитываются слюной. Выделение слюны исследовали, растирая и мацерируя слюнные железы с растворителем, извлекающим ферменты. Слюна таракана представляет собой светлую жидкость с почти нейтральной реакцией: pH 6,9 (Уигглсуорз, 1927); она содержит *амилазу* и *инвертазу*. Амилаза таракана очень активна; особенно большое количество этого фермента выделяется в начале процесса пищеварения. По отношению к солям амилаза таракана ведет себя так же, как выделяемый в организме человека птиалин, и инактивируется при диализе. Она наиболее активна при pH 5,9, т. е. в более кислой среде, чем птиалин человека. Амилаза имеется во всех отделах кишечника, кроме задней кишки (Шлоттке, 1937). *Инвертаза* обнаружена только у *Blattella*; у *Periplaneta americana* и *P. orientalis* она не найдена. Этот фермент наиболее активен при pH, занимающем промежуточное положение между величинами pH, оптимальными для активности инвертазы дрожжей и инвертазы тонкой кишки (5,0—6,2). Кривая активности при различных pH также занимает промежуточное положение между кривой активности инвертазы дрожжей и тонкой кишки. Активность инвертазы частично тормозится 1-процентным NaCl, 20-процентным глицерином и 0,0001 *M* $AgNO_3$, полностью тормозится 0,001 *M* $AgNO_3$.

Ферменты кишечника. Активность ферментов, безусловно, зависит от pH кишечника. В зобе таракана pH равен 5,2, т. е. несколько ниже, чем в слюне, но это значение pH соответствует максимальной активности амилазы слюны. У голодающих тараканов pH зоба возрастает, в особенности при кормлении этих насекомых сахаром. Через 4—6 час. после поглощения глюкозы кислотность содержимого зоба может возрасти до pH 4,5. Считают, что это связано с выделением молочной кислоты микроорганизмами-симбионтами. В средней кишке и преджелудке кислотность держится на более постоянном уровне: pH 6,2.

Мальтаза была подробно исследована Уигглсуорзом (1927) в растертых участках кишечника. Кишечник необходимо предварительно хорошенько промыть физиологическим раствором, чтобы удалить пищевые частицы, что довольно трудно; но нельзя перед анализом содержать насекомых на безводном рационе, так как это приводит к исчезновению мальтазы и амилазы. Мальтаза имеется только в средней кишке, откуда ее можно экстрагировать раствором фосфатов при pH 6,8. Активность ее тормозится

1-процентным хлористым натрием и 10-процентным глицерином. Этот фермент адсорбируется мелким песком, от которого его отмывают раствором фосфатов.

Лактаза обнаружена только в средней кишке. Она инактивируется 10-процентным глицерином; наибольшую активность она проявляет при pH 5,0—6,4.

Протеолитические ферменты представлены *триптазой* и *дипептидазой*; пептаза отсутствует. Триптаза напоминает трипсин поджелудочной железы человека: подобные же продукты расщепления, выделение свободной кислоты и кислотность, титруемая формолом в период пищеварения, а также сходное действие на нее солей и расщепление белков, которое наблюдается лишь при положении изоэлектрической точки в щелочной области. Все же действие триптазы таракана на различные белки осуществляется при более низких значениях pH, чем действие триптазы человека; оптимальное для ее активности значение pH лежит между 7,0 и 8,0. Дипептидаза имеется в мальпигиевых сосудах и в средней кишке; ее активность по отношению к глицилглицину in vitro наибольшая при pH 8,5.

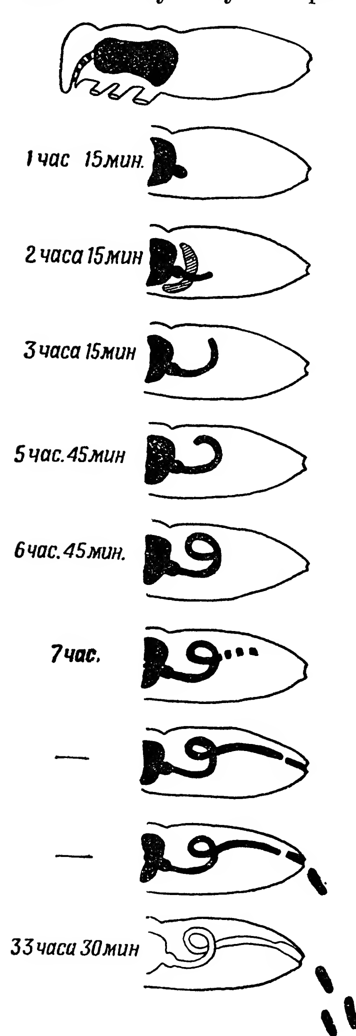


Рис. 12. Прохождение пищевых масс через кишечник *Tettigonia viridissima* (наблюдения при помощи рентгеновских лучей). (Из Нильсена, 1943.)

Липаза выделяется средней кишкой, но отрыгивается в зоб, который сам ее не выделяет. Она часто (но не всегда) активируется гликохолатом натрия, но не активируется фосфатами. Липаза наиболее активна при pH 8,0, поэтому она почти неактивна при различных pH, наблюдающихся в пищеварительном канале. Действительно, жиры сохраняются в зобе до двух месяцев (Сенфорд, 1918). У только что пойманных насекомых липаза в 4 раза активнее, чем у насекомых, голодавших в течение 14 дней.

После кормления насекомых белым хлебом количество амилазы и триптазы уменьшается, а после кормления пептонами (которые не оказывают влияния на содержание дипептидазы)— увеличивается. Таким образом, у тараканов не наблюдается способности ферментативного приспособления к рациону для его наилучшего использования. В задней кишке амилаза и триптаза внезапно исчезают, причем механизм этого явления пока не известен (Шлоттке, 1937).

Продолжительность процесса пищеварения. У таракана процесс пищеварения продолжается значительно дольше, чем у большинства насекомых. При кормлении насекомых порошком из бананов прохождение этой пищи через кишечник занимает от 9 до 33 час. (в среднем 20 час.). В течение 30 мин. пищевой комок проходит через переднюю кишку. В средней кишке он остается в течение 2 час. 15 мин. и доходит до ректальных желез не менее чем спустя 8 час. после принятия пищи (рис. 12). Пол насекомого и стадия развития не оказывает влияния на скорость прохождения пищи, тогда как механические раздражения или голодание ускоряют этот процесс (Снайпс и Таубер, 1937).

Голодание. У тараканов самцы гораздо чувствительнее к голоданию, чем самки, и умирают раньше, даже если им дают вдоволь воды. В период голодания у самок пища проходит через пищеварительный канал, повидимому, медленнее, чем у самцов, так как у последних его легче полностью очистить от пищи (Шовен, 1945). У *Blattella* при голодании запас жиров уменьшается весьма незначительно (Мелемпи и Майнард, 1937), снижается лишь их иодное число; *Periplaneta* же, напротив, при голодании теряет 18% жиров, 12% белков и 70% неазотистых компонентов (Пилевичовна, 1925—1926). В период голодания личинки теряют меньше азота, чем взрослые особи. В общем тараканы в период длительного голодания теряют больше жиров, чем белков, что, как это ни пародоксально, сближает их с гомойотермными животными и отдаляет от пойкилотермных[1].

Питание и коэффициент усвоения пищи. *Углеводы* составляют наиболее существенный компонент рациона тараканов. Эти насекомые не способны долго жить без углеводов, но легко обходятся без *жиров*, которые могут синтезироваться в их организме за счет белков. Тараканы сохраняют вес тела неизменным на рационе, бедном азотом. Они переносят не только количественную недостаточность белков, но также (что весьма необычно) их качественную недостаточность. Так, например, они могут закончить свое развитие, получая в качестве источника азота только гликокол, или яичный альбумин, или желатину. Однако тараканы предпочитают казеин желатине, а последнюю—зеину (Мак-Кэй, 1938). Напомним, что крысы при подобном питании быстро погибают. Правда, тараканы не могут жить, питаясь одним молочным порошком (который удовлетворяет молодых млекопитающих), несомненно, из-за недостатка в нем витаминов (см. ниже).

Из получаемого рациона тараканы ассимилируют 60% азота, 10% кальция и 25% фосфора; 40% полученных калорий накапливается в организме. Эти цифры очень высоки и близки к величинам, наблюдающимся у свиней, которые очень хорошо усваивают потребляемую пищу.

Витамины. Вопрос о витаминах, необходимых для насекомых, окончательно еще не разрешен. Мы уже упоминали, что молочный порошок для тараканов является неполноценной пищей. Однако она становится полноценной, если к порошку добавить эфирную вытяжку из пшеничной муки. Тараканы хорошо развиваются на следующем синтетическом рационе (рацион Фребриха) с добавлением дрожжей и солевой смеси Осборна—Менделя:

Казеин (без витаминов)	15 %
Рисовый крахмал (без витаминов)	70 »
Арахисовое масло	3 »
Вода	7 »

Компоненты дрожжей, необходимые для роста тараканов, растворимы в воде и спиртах. Выше было указано, что эфирная вытяжка из пшеничной муки делает рацион полноценным. Это вещество переходит в неомыляемую фракцию и, несомненно, представляет собой стерин. Тараканы могут обходиться без витаминов B_1, B_2, D и C (Бауэрс и Мак-Кэй, 1940). При добавлении к пище тараканов жирных кислот ни в организме, ни в экскрементах этих насекомых количество стеринов не увеличивается (Кейзер, Байи и Матье, 1940).

[1] Гомойотермные животные имеют свойственную им температуру тела (значительно выше температуры окружающей среды); у пойкилотермных животных температура тела колеблется в зависимости от температуры окружающей среды.—*Прим. ред.*

Известно, что в теле тараканов содержатся многочисленные бактероиды (*Corynebacterium blattae*), которых многие исследователи безуспешно пытались выращивать вне организма (Джир, 1936; Гертиг, 1921; Ховасс, 1930). Глезер (1930) считает, что при известных условиях можно было бы добиться успеха, но нам это представляется сомнительным, так как культуры бактероидов, выделенных из вновь вылупившихся насекомых, не растут, хотя на этой стадии развития насекомые содержат большое количество этих микроорганизмов[1].

Из вышеизложенного видно, что, несмотря на широкое распространение тараканов, проблема их питания еще не разрешена.

РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫЕ НАСЕКОМЫЕ (ФИТОФАГИ)

ГРЫЗУЩИЕ НАСЕКОМЫЕ

Большинство гусениц, многие прямокрылые, пилильщики, жесткокрылые и минирующие двукрылые питаются листьями растений.

pH кишечника, ферменты. У многих растительноядных насекомых pH пищи, повидимому, не имеет никакого отношения к pH кишечника (Штауденмайер и Штельвааг, 1939—1940). *Буферный индекс* (количество HCl, которое нужно добавить, чтобы в 100 *см*^{3} раствора изменить pH на единицу) обычно составляет 0,1—0,5 для кишечника и 0,006—0,530 для растений, которыми питаются насекомые.

В табл. 12 приведены значения pH для разных отделов кишечника колорадского жука. Кислая реакция задней кишки зависит от присутствия мочевой кислоты.

Таблица 12

pH КИШЕЧНИКА У КОЛОРАДСКОГО ЖУКА
(по Бюснелю, 1939)

Отдел кишечника	Личинка	Взрослое насекомое
Передняя кишка	5,4—5,8	5,0—5,5
Задняя кишка	6,6	6,6
Средняя кишка при голодании . .	6,6—6,8	6,0—6,2
Средняя кишка в нормальном состоянии	6,8—7,2	6,6—7,4

У колорадского жука обнаружены *гексозидазы*: *мальтаза*, *сахараза*, *лактаза* (Бюснель, 1939). Для их активности оптимальны следующие величины pH:

Мальтаза	7,0—7,7
Сахараза	6,3—7,0
Лактаза	6,0—7,7

Эти ферменты находятся в средней кишке, где они действуют последовательно (кроме мальтазы) в зависимости от наличия оптимального для них pH. Между ферментами личинки и взрослого насекомого различий обнаружено не было.

[1] О внутриклеточных симбионтах можно рекомендовать главу V книги Э. Штейнхауза, Патология насекомых, ИЛ, 1952; там же редактором дан список отечественной литературы.—*Прим. ред.*

Эстеразы. Среди них различают *липазу* и *монобутириназу*, причем последняя встречается чаще. Оба фермента более активны у личинок.

Протеазы. Эти ферменты обнаружены у насекомых; однако пока не установлено, относятся ли они к триптазам или полипептидазам. Наличие пептазы, повидимому, исключается вследствие отсутствия в кишечнике соответствующего pH. Протеазы имеются в слюне и в средней кишке. У взрослых насекомых эти ферменты более обильны.

Амилаза и *инвертаза* в слюне обнаружены не были, хотя наличие их весьма вероятно.

У гусеницы тутового шелкопряда pH слюны равно 5,0 (более кислая реакция, чем у описанных выше насекомых); в средней же кишке pH около 9,0, т. е. среда в ней явно щелочная (Джемсон и Аткинс, 1921). Подобная щелочность средней кишки характерна, кроме того, для личинок ручейников и гусениц бабочек (Суингл, 1928; Шинода, 1930); она обнаружена также у растительноядных жуков.

Активность амилазы у разных рас тутового шелкопряда различна (у некоторых этот фермент вообще отсутствует); активность амилазы является хорошим показателем жизнеспособности гусениц (Ямафуджи, Хираива, Сото, 1936). Оптимум для действия амилазы pH 9,5. Если амилаза и содержится в слюне гусениц тутового шелкопряда, то она должна быть полностью неактивной. У *Laspeyresia* амилаза отсутствует. В слюне гусениц некоторых других видов была обнаружена инвертаза (Штобер, 1927). Для гусениц тутового шелкопряда характерно наличие мальтазы (оптимальный pH 9,8) и сахаразы (оптимальный pH 9,5). *Целлюлаза* у них обнаружена не была.

У гусениц тутового шелкопряда найдена *липаза* (оптимальный pH 9,8), которая, в противоположность липазе таракана, должна быть очень активной (Ямафуджи и Ионезава, 1935). При нагревании фермента до 45° в течение 1 часа он наполовину теряет свою активность; у самца активность этого фермента гораздо выше, чем у самки. Действие липазы пропорционально ее количеству, и она весьма сходна с ферментами позвоночных. Различные естественные жиры расщепляются ею более или менее легко в следующем порядке:

трибутирин > монобутирин > касторовое масло > оливковое масло.

Наконец, у гусениц тутового шелкопряда имеется *протеаза* (Шинода, 1930), повидимому, родственная триптазе и расщепляющая пептоны при pH около 9,5. Кроме того, обнаружена *дипептидаза*, разлагающая глицилглицин при pH около 8,0. До сих пор мы рассматривали ферменты гусениц; у бабочек режим питания и набор ферментов совершенно иные. О них будет идти речь при описании насекомых, питающихся нектаром и медвяной росой. Ни один из упомянутых выше ферментов не обнаружен в задней кишке; до сих пор не ясно, куда они исчезают.

Протеиназы *Stenobothrus* и *Tettigonia* в отличие от этих ферментов гусениц тутового шелкопряда наиболее активны в кислой среде (pH 6,2). В экспериментальных условиях они активируются энтерокиназой (несмотря на то, что последняя у насекомых не встречается) и, так же как триптаза позвоночных, инактивируются восстановленным глутатионом. У прямокрылых, кроме триптаз, имеются пептидазы, которые, так же как у чешуекрылых, могут быть трех типов: 1) *карбоксиполипептидазы*, расщепляющие группы COOH белков лишь при условии, что последние содержат тирозин и некоторые другие аминокислоты; 2) *аминополипептидазы*, действующие на все полипептидные цепи в участках, содержащих группы NH_2; 3) *дипептидазы*, действующие на все дипептиды. Пептидазы чаще встречаются в эпителии, чем в содержимом кишечника, и, следовательно, распад белков происходит внутри клеток.

У растительноядных насекомых до сих пор не обнаружено ферментов, способных переваривать клетчатку; найдены только *гемицеллюлазы* или *лихеназы* у различных саранчевых, *Carausius*, *Stenobothrus*, *Tettigonia* и других (Шлоттке, 1937).

Продолжительность процесса пищеварения. Скорость прохождения пищи через кишечный канал у тех немногих видов растительноядных насекомых, у которых она была изучена, гораздо выше, чем у таракана. Так, у гусениц тутового шелкопряда пища проходит через кишечник в течение 2—3 час. (Шинода, 1931), а у гусениц бабочки *Prodenia eridania* двух последних стадий —в течение 3 час. 15 мин. (Кроуэлл, 1940).

Голодание. У растительноядных насекомых обмен в период голодания аналогичен наблюдаемому у таракана. У *Deilephila euphorbiae* до наступления смерти используется 41% белков и 70% жиров (Геллер, 1926), а у *Melolontha*—22% белков и 85% жиров. У этих насекомых используется также больше жиров, чем белков (как и у гомойотермных животных), но потеря их более значительна, чем у таракана. У кузнечиков (Бодин, 1925) и у колорадского жука (Финк, 1932) в период голодания снижается содержание каталазы.

Питание и коэффициент усвоения пищи. У гусениц различных видов чешуекрылых коэффициент усвоения пищи (% от сухого веса) различен:

Phalera bucephala	35	Эванс (1939)
Malacosoma neustria	34	
Aglais urticae	25,7	
Pieris brassicae		
молодые листья капусты . . .	36,3	
старые листья капусты	39,1	
Prodenia eridania	48,5	Кроуэлл (1940)

У *Prodenia* и колорадского жука коэффициент усвоения пищи очень высок, в особенности если учесть большую скорость прохождения пищи через пищеварительный канал. У *Prodenia* гусеницы последней стадии усваивают 91% азота, не растворимого в спирте, 77% аминного азота, 62% азота амидов, 58% восстанавливающих сахаров и 99% сахарозы (Кроуэлл, 1940). Гусеницы же *Phalera bucephala* усваивают 60% белков, 80% растворимых сахаров, 60% жиров и 35% зольных веществ (Эванс). У гусениц *Phalera*, *Aglais*, *Smerinthus*, *Malacosoma* и *Pieris* наблюдаются относительно низкие коэффициенты усвоения питательных веществ в течение 1-й и 2-й гусеничных стадий; общее валовое поглощение также не высоко. Коэффициент роста увеличивается до середины 3-й стадии, а затем варьирует без какой-либо закономерности (Эванс, 1939). Гусеницы тутового шелкопряда выделяют 37,6% азота листьев шелковицы и, следовательно, удерживают 62,4% (Лючиани ло Монако, 1897).

Согласно Герингу, основу питания гусеницы составляют белки. Однако легко установить, что, хотя в некоторых случаях белки, повидимому, усваиваются лучше жиров, все же они не усваиваются лучше сахаров. Процент усваиваемого белкового азота колеблется: у капустницы он составляет 93%, у *Malacosoma*—72% и у *Aglais*—63%. Эти цифры значительно отличаются от величин, наблюдаемых у растительноядных млекопитающих, что, конечно, связано с различием в химическом составе тканей; ткани млекопитающих содержат значительно больше жиров, несколько больше белков и меньше H и C, чем ткани насекомых.

Таблица 13

УСВОЕНИЕ КОМПОНЕНТОВ СВЕЖИХ КОРМОВ, *мг*
(по Эвансу, 1939)

Вещества	*Malacosoma neustria*		*Aglais urticae*		*Pieris brassicae*			
					молодые листья		старые листья	
	в пище	усвоено	в пище	усвоено	в пище	усвоено	в пище	усвоено
Вода	627	200	718	159	893	165	872	186
Сухое вещество	373	127	282	72	107	39	128	50
Глюкоза	19,2	12,2	4,2	2,1	3,8	2,2	—	—
Сахароза	19,1	16,8	7,7	5,6	0,8	0,5	—	—
Крахмал	8,6	3	11,2	1	4,6	0	—	—
Жиры	6,6	1,8	10,3	5,7	—	—	6	4,8
Зола	30,4	8,3	38,8	2,7	—	—	18,7	1,2
Белковый азот	9,98	7,16	9,91	6,28	3,76	3,11	—	—
Общий азот	10,81	3,12	4,54	4,71	4,71	2,61	—	—

Таблица 14

КОЭФФИЦИЕНТ УСВОЕНИЯ ПИЩИ У РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ ГУСЕНИЦ
(по Эвансу, 1939)

	Malacosoma neustria	*Aglais urticae*	*Pieris brassicae*		*Phalera bucephala*
			Brassica oleracea		
	Salix viminalis	*Urtica dioica*	молодые листья	старые листья	*Carpinus betulus*
Содержание сухого вещества в листьях, %	39,3	28,2	10,7	12,8	43,7
Коэффициент усвоения (отношение между весом усвоенных и поглощенных веществ)	0,340	0,257	0,363	0,391	0,350
Коэффициент роста (отношение между приростом веса гусеницы и весом поглощенных веществ)	0,408	0,622	—	—	—
Поглощено (на 1 *г* веса за 1 день), *г*	0,326	0,581	0,233	0,188	—
Усвоено (на 1 *г* веса за 1 день), *г*	0,111	0,149	0,085	0,073	—

Однако следует сделать оговорку, касающуюся методики работы исследователей, данные которых цитируются нами. Многие из них приводят суммарные данные, полученные на большом числе насекомых, тогда как при изучении отдельных особей обнаруживаются большие индивидуальные различия в коэффициентах усвоения и роста. Прежде чем сделать окончательный вывод о значении приведенных выше результатов, необходимо продолжить подобные исследования и проверить, не являются ли эти различия наследственными (Бреньер, Жовер, де Мальман, 1948).

Так как клетчатка не переваривается гусеницами, то в кишечном канале последних можно обнаружить кусочки листьев, переваренные только по

Таблица 15

КОЭФФИЦИЕНТ УСВОЕНИЯ ПИЩИ

Вид и стадия	Сухой вес поглощенных веществ, г	Увеличение сухого веса тела, г	Коэффициент усвоения, % от сухого веса	Автор
Blattella germanica	9,3418	2,9587	31,6	Мак-Кэй (1938)
	8,2832	2,5922	31,3	
	8,5769	2,5835	31,3	
Aglais urticae	1,348	0,218	16,2	Эванс (1939)
Prodenia eridania	10,787	3,618	33,5	Кроуэлл (1940)
Leptinotarsa				Гризон
После окукливания			57—59	
После диапаузы			36—46	

краям; клетки внутренней части остаются нетронутыми. Однако в некоторых случаях (*Gastropacha rubi*) клетки листьев оказываются пустыми вследствие проникновения в них ферментов путем диффузии.

Обмен хлорофилла. Хлорофилл расщепляется в кишечнике колорадского жука, саранчи и гусениц тутового шелкопряда. В кишечнике гусениц тутового шелкопряда из хлорофилла выделяются фитол и метоксил, которые могут усваиваться организмом. Из экскрементов фитофагов было извлечено кристаллическое вещество, названное *филлобомбицином*. Это производное, содержащее больше магния, чем хлорофилла, легко изомеризуется, образуя эфир; бромистый водород превращает его в ангидро-*b*-филлотаонин, который также обнаруживают в экскретах растительноядных насекомых (Мархлевский и Урбанчик, 1933). У колорадского жука распад хлорофилла не заходит так далеко и останавливается на образовании феофорбидов (Бюснель, 1938). До сих пор в экскретах растительноядных насекомых не удалось обнаружить порфирины, найденные у жвачных. Каротиноиды, содержащиеся в листьях, в большинстве случаев проходят сквозь стенку кишки растительноядных насекомых и придают окраску гемолимфе и жировому телу.

Химический состав листьев и развитие насекомых. Химический состав листьев кормовых растений изменяется в зависимости от возраста растения, условий, в которых оно выросло, степени его затенения и интенсивности освещения, времени суток и т. д. Бергман (1940) специально исследовал влияние подобных изменений состава листьев шелковицы на гусениц тутового шелкопряда. С 28 апреля по 10 июня содержание фосфора в золе листьев снизилось с 30,9 до 1,2%. Листья шелковицы, сорванные вечером, содержали большее количество белков и восстанавливающих сахаров, чем сорванные утром (Сакки, 1919). Таким образом, два насекомых, живущих на одном растении, из которых одно питается днем, а другое вечером, имеют различные пищевые режимы. Гусеницы тутового шелкопряда, питающиеся листьями, выросшими на солнце, образуют более толстый и тяжелый кокон, содержащий больше шелка; листья, освещенные солнцем, содержат меньше воды, больше липидов и углеводов. Возможно, что освещение содержащихся в листьях стеринов увеличивает их усвояемость (Коррадини, 1937). Таким образом, изменения в содержании питательных веществ оказывают влияние на органический и минеральный состав тела гусеницы (Инуйс, 1917). Листья

шелковицы с крупными жилками имеют бо́льшую питательную ценность, чем обычные листья; гусеницы тутового шелкопряда, питающиеся подобными листьями, тяжелее и дают больше шелка (Ланди, 1943). Пол растения (у двудомных видов), повидимому, значения не имеет (Коррадини, 1937).

Синтетические рационы. Витамины. Единственный известный опыт по содержанию грызущих растительноядных насекомых на синтетическом рационе был проведен Боттчером на *Pyrausta*. Гусениц этого насекомого он с успехом выращивал на среде, состоящей из клетчатки (3,5 *г*), агара (3 *г*), казеина (2 *г*), глюкозы (2 *г*), сахарозы (1 *г*), минеральных солей (0,35 *г*), жиров (0,3—1 *г*), воды (85 *см*^{3}). Если вместо казеина ввести зеин, рацион становится неполноценным. На основании этого можно сделать вывод, что гусеницы *Pyrausta* нуждаются в лизине и других аминокислотах, отсутствующих в зеине. Так как в казеине мало цистина, то для получения нормальных гусениц к нему следует добавлять пептон. Крахмал гусеницами не переваривается. Из минеральных солей—хлористый натрий не оказывает никакого влияния; аммиачный раствор гидроокиси меди благоприятно действует на развитие. При использовании указанной выше среды трудно исследовать значение витаминов, так как она содержит агар; поэтому желательно было бы его исключить.

Минирующие личинки представляют собой очень своеобразный тип растительноядных насекомых. Некоторые из них минируют только клетки одного из двух слоев эпидермиса листьев, другие—палисадную ткань, третьи—палисадную и губчатую ткани. Их питание определенной тканью связано с химическим составом последней, в особенности с белковым составом. Приспособление их очень узко, и, если, например, яйцо отложено не на ту сторону листа, вылупившаяся личинка погибает, вероятно, потому, что не может питаться нужной ей тканью[1]. Кроме того, повреждения, наносимые минирующими насекомыми, сильно изменяют обмен веществ листа, а следовательно, и химическую природу поглощаемых личинками веществ (Шнейдер-Орелли, 1909).

НАСЕКОМЫЕ, СОСУЩИЕ СОКИ РАСТЕНИЙ, И ГАЛЛООБРАЗОВАТЕЛИ

Этот способ питания распространен главным образом среди равнокрылых хоботных (*Aphidae*, *Coccidae*, *Psyllidae*, *Cercopidae*), хоботок которых проникает чаще всего в сосуды луба, из которых насекомое высасывает содержащийся в них сок. Иногда эти насекомые выделяют слюну, переваривающую цитоплазму клеток; последняя разжижается и может быть всосана в пищеварительный канал (*Eriosoma*, *Doralis*, *Brachycardina*). В одном случае было установлено (*Contarinia torquens*, *Cecidomyidae*—Барендрехт, 1940), что секрет слюнных желез вызывал экзоосмос клеточного сока и личинка поглощала последний. Этот случай может служить примером внекишечного пищеварения.

Ферменты. В слюне равнокрылых хоботных имеется амилаза (Кристаль, 1924; Дьезейд, 1929), а, возможно, также и протеаза (Бейер, 1398), так как содержимое растительных клеток часто целиком растворяется под действием их слюны. Вполне вероятно наличие в слюне целлюлазы, так как клеточные оболочки разрушаются и пропускают продукты пищеварения. Однако, поскольку состоящие из клетчатки стенки растительных клеток обычно

---

[1] Возможно, что личинка не в состоянии прогрызть наружную кожицу верхней поверхности листа и проникнуть в его толщу. Не исключаются и другие причины (действие света, различных температур и т. д.).—*Прим. ред.*

выглядят целыми даже в том случае, если клетки совершенно пустые, возможно, что изменяется лишь проницаемость этих стенок без механического их повреждения. Слюна насекомых вызывает также развитие новообразований в клетках, появление ненормальных пигментов и т. д. Иногда вокруг хоботка, погруженного в растительную ткань, образуется настоящий канал, возникающий вследствие реакции ткани растений на раздражающие вещества слюны; это явление можно обнаружить на срезах.

Питание у тлей идет непрерывно (Вебер, 1928), также непрерывно выделяются у них и пищеварительные соки; выделение последних изменяется ритмично, в виде волн, распространяющихся от переднего конца кишки к заднему и проходящих среднюю кишку примерно за 45 мин.

Возможно, что у *Cercopidae* и *Jassidae* некоторые ферменты содержатся не в самой слюне, а выделяются отрыгиваемыми насекомыми дрожжами (Херфорд, 1935).

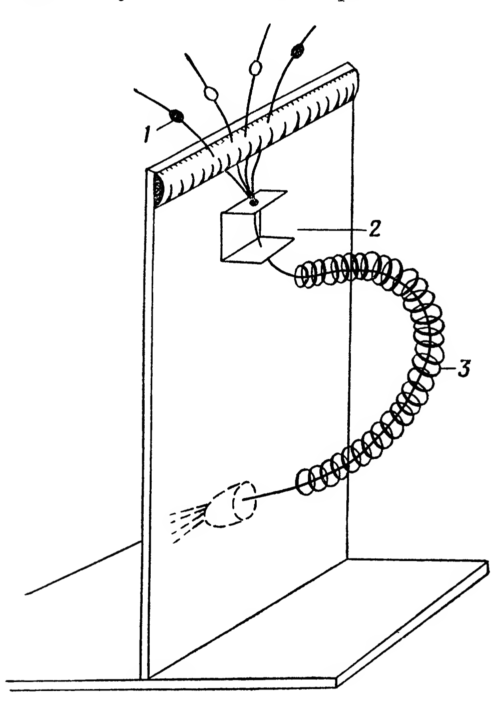


Рис. 13. Схема модели, иллюстрирующей механизм проникновения стилетов червецов. *1*—стилет, на который производится давление; *2*—приспособление, закрепляющее стилеты; *3*—спиральная пружина. (По Пессону, 1944.)

Проникновение хоботка (Пессон, 1944). Каким образом длинный хоботок червецов, сечение которого имеет площадь около 1 μ^2 или даже меньше, может довольно быстро проникнуть в очень твердые ткани растений? Удалось сделать механическую модель хоботка (рис. 13) из 4 стальных нитей, которые, образуя петлю, проходят через два отверстия вертикальной перегородки (напомним, что хоботок червецов также образует петлю внутри головы). Эти четыре нити вставлены в спиральную пружину соответствующего диаметра. Если пытаться проткнуть через перегородку все нити сразу, нажимая на них в точке *1*, то это приводит лишь к увеличению изгиба пружины. Но если нажимают только на одну нить, она встречает сопротивление остальных и, вместо того чтобы больше изогнуться, проникает через стенку перегородки. Таким образом можно заставить проникнуть все 4 нити одну за другой. Следовательно, стилеты червецов также проникают один за другим и таким образом очень медленно и постепенно проходят сквозь наиболее твердые ткани. Если сила, приложенная к основанию стилета равна 1/100 000 *дн* (что, по мнению Пессона, не так много), то давление, осуществляемое стилетами на 1 *см*^{2}, если поверхность на конце стилета равна 1 μ^2 (1 *см*^{2} = 100 000 000 μ^2), будет:

$$P = \frac{1 + 100\,000\,000}{100\,000} = 1\,000 \text{ дн},$$

т. е. несколько больше 1 *кг* на 1 *см*^{2}. Эта сила кажется совершенно достаточной для того, чтобы стилет проник даже в очень твердое дерево. Кроме того, проникновению хоботка может содействовать слюна, вызывающая растворение и размягчение тканей.

Фильтрационная камера. Что касается роли так называемой *фильтрационной камеры* кишечника, то между пенницами (*Cercopidae*) и червецами (*Coccidae*) в этом отношении имеется различие. У первых поглощение воды из пищевого комка происходит не у основания фильтрационной камеры, а значительно раньше, в передней части кишечной петли (как показывает введение красителей, исчезающих в этом участке кишечника). Вода поступает в гемоцель, откуда она быстро поглощается мальпигиевыми сосудами (в которых накапливается также и краситель). Таким образом, фильтрационная камера не выполняет какой-либо особой фильтрующей роли. Мальпигиевы сосуды личинок пенниц выводят воду из организма столь интенсивно, что эти насекомые могут оставаться на безводном рационе не больше 24 час.

У червецов, напротив, вода энергично удерживается в организме; они могут жить на растениях, содержащих мало воды, и их фильтрационная камера в действительности, повидимому, ничего не фильтрует. Экскременты червецов имеют полутвердую консистенцию (медвяная роса), а не жидкую, как у пенниц. Можно предположить, что у червецов фильтрационная камера способствует не удалению лишней воды, а устранению избытка сахара, поглощаемого с пищей, поскольку медвяную росу выделяют кошенили, имеющие фильтрационную камеру (Пессон, 1944).

Экскреты. Очень жидкие экскреты пенниц, никогда не содержащие сахара, приобретают свой характерный вид благодаря функции перианальных желез, выделяющих воск, а также растворяющий его фермент (Сульк, 1911). Освобождающиеся под действием этого фермента жирные кислоты нейтрализуются и образуют мыла, которые, растворяясь в выделяемой насекомым жидкости, изменяют ее поверхностное натяжение и способствуют образованию пены («кукушкины слюнки» личинки *Aphrophora*). По данным Грунера (1900), пена содержит следующие вещества:

Экскреты		Поглощенный сок	
Вода	98,48%	Вода	94,75%
Органические вещества	0,14 »	Органические вещества	3,83 »
Минеральные вещества	0,38 »	Минеральные вещества	1,68 »

Таким образом, органические и минеральные вещества хорошо усваиваются. У австралийского вида *Ptyelus*, обитающего на эвкалиптах, экскреты содержат 75% $CaCO_3$. Клеточный сок эвкалиптов действительно богат кальцием.

У червецов экскреты часто выделяются в виде *манны* или *медвяной росы*. Манна синайского червеца *Trabutina mannipara* содержит 55% тростникового сахара, 25% инвертированного сахара и 19,31% декстрина (Бейер, 1938). Экскременты тли *Schizoneura lanuginosa* содержат клейкое вещество, сходное с декстрином. Состав экскрементов *Drepanosiphum platanoides* примерно такой же, как и у *Trabutina* (Бусген, 1891). Они содержат 55, 44% тростникового сахара, 24,75% инвертированного сахара и 19,18% декстрина. *Lachnus muravensis*, живущий на лиственнице, выделяет в экскрементах мелецитозу. В экскретах этого насекомого обнаружено 3,94% инвертированного сахара, 53,36% смеси сахарозы с мелецитозой, 3,4% белков и 30,3% декстринов (Арнхардт, 1927). Медвяная роса тлей и червецов, живущих на ели, также содержит мелецитозу (Хедсон и Шервуд, 1920).

Многие формы насекомых, не выделяющие сахаров, экскретируют большое количество восков.

Питание как проблема связывания азота. Симбионты. Как это будет видно из дальнейшего, у всех насекомых, сосущих соки растений, обмен углеводов идет очень активно, тогда как липиды, повидимому, играют

лишь вспомогательную роль. В отличие от общественных перепончатокрылых для этих насекомых манноза не токсична (Штауденмайер, 1940).

Что касается белков, то процент их в поглощенном соке настолько мал, а растут тли настолько быстро (относительно), что многие авторы задумывались над тем, не происходит ли в организме этих насекомых связывание атмосферного азота. Действительно, кашица из *Pterocallis juglandis* при стоянии на воздухе очень быстро обогащается азотом. (Тот, Вольский и Батори, 1941). Кроме того, у этого насекомого были обнаружены микроорганизмы из группы азотобактер, однако необходимы проверочные опыты.

Во всяком случае, и тли и полужесткокрылые содержат весьма многочисленных симбионтов. У *Jassidae* были найдены дрожжи, которые отрыгиваются со слюной во время приема пищи. В средней кишке у *Pentatomidae*, *Coreidae*, *Lygeidae* и других насекомых были обнаружены многочисленные выросты, в которых обитают различные гигантские бактерии, характерные для каждого вида насекомых. Пока еще не ясно, принимают ли они участие в процессе пищеварения (Глэзго, 1914). Активность симбионтов и тлей идет параллельно. Когда тля *Aphis sambuci* интенсивно размножается, симбионты сильно увеличиваются в размерах и затем претерпевают интенсивный цитолиз. Возможно, что при этом они снабжают тлей белками (Тот, 1940).

Галлообразующие насекомые. Ткань галлов сильно отличается от ткани нормальных листьев. Галлы, образуемые на вязе *Eriosoma lanuginosum*, содержат на 14% больше воды, чем ткани листьев этого дерева; содержание золы Si, Ca, Fe и Mn в них ниже, чем в тканях листьев, тогда как содержание S, P и K—выше. В галлах не обнаружен тростниковый сахар, но имеется значительное количество восстанавливающих сахаров и растворимых в спирте глюкозидов. Наконец, в галлах вяза в 4 раза больше таннина, чем в нормальных листьях этого дерева (Дьезейд, 1929; Мольяр, 1913).

Ткани галлов, образуемых филоксерой, отличаются от тканей листьев бо́льшим количеством общего азота и восстанавливающих сахаров и меньшим количеством крахмала. В золе их, так же как и в галлах, образуемых *Eriosoma*, наблюдается увеличение содержания фосфора и калия и уменьшение содержания железа, кальция и магния по сравнению с нормальной тканью листьев (табл. 16). Галлы фисташкового дерева, образуемые тлей *Pemphigus*, дают золу, богатую калием и бедную кальцием (Веррье и Лоу, 1938).

Очень своеобразный способ питания обнаружен Барендрехтом (1941) у *Contarinia torquens*, образующей галлы на капусте. Если молодую личинку поместить на капустный лист, то она через небольшой промежуток времени окружается многочисленными капельками. Автор считает, что под влиянием

Таблица 16

СОДЕРЖАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ВЕЩЕСТВ В ТКАНЯХ ЛИСТЬЕВ И ГАЛЛОВ

Вещества	Листья	Галлы
Крахмал	5,627	3,112
Восстанавливающие сахара	4,982	5,613
Зола, %	10,73	8,34
Fe_2O_3, % от веса золы	1,37	0,71
CaO, » » » »	43,08	29,75
MgO, » » » »	5,11	4,16
P_2O_5, » » » »	1,02	1,75
K_2O, » » » »	6,78	9,82

секрета слюнных желез из клеток капустного листа выступает сок, который затем поглощается личинками. Таким образом, в данном случае наблюдается внекишечное переваривание, явление довольно редкое у растительноядных насекомых.

НАСЕКОМЫЕ, ПИТАЮЩИЕСЯ МУКОЙ, СУХИМИ И КОНСЕРВИРОВАННЫМИ ПРОДУКТАМИ

Питание насекомых—вредителей запасов (амбарные вредители) изучалось очень тщательно; потребность в питательных веществах у многих из этих насекомых изучена так же хорошо, как и у высших животных. Исследовались главным образом жесткокрылые (*Tenebrio*, *Tribolium*, *Ptinus*, *Silvanus*, *Lasioderma*, *Sitodrepa*) и чешуекрылые (*Ephestia kühniella*, *E. elutella*, *E. cautella*, *Plodia interpunctella*).

Хрущак *Tenebrio*. Личинка *Tenebrio* из 1 *г* поглощенной муки усваивает 485 *мг* различных веществ; из белков усваивается 60% (глиадин, глутенин и белки, растворимые в сернокислом калии). Процент усвоенных углеводов варьирует (фруктоза—46%, сахароза—96%, крахмал—58%). Что касается липидов, то жирные кислоты усваиваются лучше (83%), чем неомыляемая фракция (46%); из золы усваивается лишь 17% (табл. 17). Отруби не так хорошо усваиваются личинками, как жвачными животными. Содержание воды в организме личинок зависит от наличия ее в пище и от окисления углеводов в организме (Эванс, 1933).

Рацион. Для того чтобы рацион был полноценным, он должен содержать 3% липидов. При большем количестве липидов развитие *Tenebrio* явно задерживается. Для нормального развития личинки содержание углеводов должно быть не меньше 40%. Гексозаны, например крахмал, легко вступают в обмен, тогда как пентозаны, например инулин, почти не перевариваются. Арабиноза и галактоза не усваиваются.

Таблица 17

УСВОЕНИЕ ПИЩИ ЛИЧИНКАМИ ХРУЩАКА *TENEBRIO*
(из Эванса, 1939)

Вещества	Содержание в пище, *мг/г* сухого веса	Содержание в экскретах, *мг/г* сухого веса	Усвоено	
			мг/г сухого веса	%
Фруктоза	2,4	1,3	1,1	46
Глюкоза	1,2	0,4	0,8	67
Сахароза	94,2	4,3	89,9	96
Крахмал	195,3	80,1	115,2	58
Гемицеллюлоза	266,9	172	94,9	36
Жирные кислоты	54,6	9,5	45,1	83
Неомыляемая фракция	18,9	10,3	8,6	46
Зола	64	52,9	11,1	17
Белки	156	72	83,9	60
Мочевая кислота	0	22,4	—	—

Оптимальное содержание белков составляет 10—15%. Все эти соотношения в содержании веществ наблюдаются в муке, к питанию которой *Tenebrio* хорошо приспособлен. Наличие углеводного минимума, белкового оптимума и потребность в витаминах (см. ниже) показывают, что питание хрущака *Tenebrio* сходно с питанием позвоночных. Однако широкий диапазон

приспособления к разным углеводам, способность связывать азот, дающая возможность личинкам расти при питании веществами, содержащими 2—3% белков (дрожжи), и задержка развития на рационе, богатом белками, указывают, что обмен веществ у этих личинок совершенно иной (Лафон и Тессье, 1939).

Голодание. На кривой, выражающей потерю веса у личинок хрущака *Tenebrio*, голодающих при 27° и 100% влажности, можно отметить три различных участка. Первый из них характеризуется слабым повышением (увеличение веса в результате поглощения воды); второй—более длинный—почти горизонтален; третий круто понижается (предсмертное быстрое падение веса). Смерть наступает лишь тогда, когда сухой вес падает на 65%, бо́льшая же часть высших животных переносит потерю веса не больше 40%. Содержание жиров уменьшается наполовину; количество гликогена в течение первой недели голодания падает с 2,04 до 0,68% (Мелленби, 1932). Если заставить голодать не личинку, а взрослого жука, то у него в первый период не наблюдается увеличения веса. Это показывает, что водный обмен у взрослой формы иной. Содержание воды в теле насекомого перед смертью гораздо выше, так как в организме личинки сжигаются жиры с выделением воды (Лафон и Тессье, 1933).

Витамины. Все витамины, необходимые *Tenebrio*, имеются в дрожжах и в водной вытяжке из дрожжей, но их нет в отрубях; витамины устойчивы к высокой температуре и растворимы в 70-градусном спирте; зародыш пшеницы ускоряет развитие *Tribolium* и замедляет развитие *Tenebrio*. Витамины B_1 B_2, B_6, пантотеновая кислота, холин и витамин P полезны или необходимы для развития; витамины A, D, C, E и K не нужны; необходим также новый фактор, получаемый из печени или из дрожжей, названный витамином B_T (Френкель и Блюэтт, 1947).

Жуки *Tribolium, Silvanus, Sitodrepa, Lasioderma, Ptinus.* *Рацион.* *Tribolium*, *Lasioderma* и *Ptinus* не нуждаются в углеводах, тогда как *Sitodrepa* и *Silvanus* (так же, как *Ephestia*) не могут обходиться без них. Личинка *Tribolium* не нуждается в липидах, если она получает углеводы, за счет которых может полностью синтезировать жиры. Но эти личинки не могут перенести одновременного отсутствия липидов и углеводов. Что касается белков, то организм *Tribolium* способен синтезировать триптофан и лизин, так как личинки этого насекомого развиваются при кормлении зеином, лишенным этих аминокислот. Для указанных выше 5 видов больше всего подходит следующий рацион (Френкель и Блюэтт, 1943):

Казеин	45%
Глюкоза	45 »
Масло из зародышей пшеницы	1 »
Дрожжи	5 »
Холестерин	1 »
Солевая смесь Мак-Коллума	1 »

В качестве источника углеводов лучше употреблять глюкозу, а не крахмал, так как трудно получить крахмал, полностью очищенный от витаминов. Перечисленные выше 5 видов жуков крайне различно реагируют на недостаток питательных веществ в рационе (табл. 18).

Витамины. Потребность всех этих насекомых в витаминах хорошо изучена. Известно, что в муке, экстрагированной хлороформом, *Sitodrepa* и *Ephestia* совсем не развиваются, а *Ptinus*, *Tribolium*, *Lasioderma* и *Silvanus* развиваются очень плохо. Добавление эргостерина, холестерина и ситостерина восстанавливает рост этих насекомых (за исключением *Ephestia*).

Таблица 18

ВЛИЯНИЕ ПИЩЕВОГО РАЦИОНА НА РАЗВИТИЕ РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ[1)]

Рацион	*Tribolium*	*Silvanus*	*Lasioderma*	*Sitodrepa*	*Ptinus*	*Ephestia*
Полноценный рацион	++++	++++	++++	++++	++	++++
Крахмал (без глюкозы) . . .	++++	++++	++++	++++	++++	++
Крахмал (без холестерина) .	+++	+++	+++	±	++	−
Глюкоза (без крахмала) . .	+++	++	+++		+++	±
Глюкоза (без холестерина) .	++	++	++	−	−	−
Отсутствие углеводов	+	−	++	±	++	−
Отсутствие дрожжей	−	−	−	−	−	−

1) Четыре креста означают нормальное развитие.

Холестерин можно заменить его уксусным эфиром или холестанолом. Другими словами, у насекомых все 7-дегидростерины с двойной связью во втором цикле усваиваются, тогда как у человека холестерин, ситостерин и холестанол плохо усваиваются или вообще не усваиваются и не могут заменить эргостерина. Было также установлено, что потребность *Tribolium* в холестерине довольно велика (минимум 100 γ на 1 *г* пищи); однако более высокое содержание холестерина не вызывает явлений гипервитаминоза. Гистидин должен обязательно присутствовать и быть связанным с холестерином эфирной связью. Необходимо, чтобы в пище содержалось не меньше 6 γ витамина B_1 на 1,5 *г* рациона; при наличии 5 γ у насекомых развивается настоящий авитаминоз; однако *Tribolium* особенно чувствителен к витамину B_2; необходимый минимум его составляет 6 γ на 1 *г* рациона, тогда как 8 γ уже токсично и заметно повышает смертность. Это насекомое может служить хорошим индикатором для биологического определения витамина B_2 (Фребрих, 1940; Оффгаус, 1940). Добавим, что *Tribolium*, *Ptinus*, *Silvanus* и *Lasioderma* нормально развиваются как на смеси чистых витаминов, так и на вытяжке из дрожжей. Таким образом, потребность их в витаминах полностью определена.

Симбионты. У *Tribolium*, *Silvanus*, *Sitodrepa*, *Lasioderma* и *Ptinus* часто обнаруживаются симбионты. Без них *Sitodrepa* развивается плохо и крайне медленно (Кох, 1931—1933). В противоположность этому *Silvanus* может легко обходиться без симбионтов и дает нормальное потомство, если содержит мицетом без симбионтов; это потомство развивается так же быстро, как и контрольные особи (Кох). *Lasioderma serricorne* и *Sitodrepa panicea*, лишенные симбионтов, нуждаются в пяти витаминах группы В (табл. 19); особи, содержащие симбионтов, могут без особого вреда обходиться без этих витаминов (Френкель и Блюэтт, 1934). У *Silvanus* и *Lyctus* симбионты обычно попадают в задний полюс яйца незадолго до образования хориона (Кох). У *Rhizopertha* симбионты, смешанные со спермой, проникают в яйцо через микропиле (Мансур, 1934).

Связь между физиологией питания несекомых и вызываемой ими порчей продуктов. Наиболее распространенным амбарным вредителем является малый мучной хрущак (*Tribolium confusum*) вследствие его широкой приспособляемости к различной пище. Он способен обходиться без углеводов, хотя и развивается лучше при их наличии, и может питаться продуктами как животного, так и растительного происхождения. Содержание воды в пище может без вреда для него снижаться до 6%, хотя развитие этого насекомого

Таблица 19

ПОТРЕБНОСТЬ В ВИТАМИНАХ У НАСЕКОМЫХ, ПИТАЮЩИХСЯ СУХИМИ И КОНСЕРВИРОВАННЫМИ ПРОДУКТАМИ
(по Френкелю и Блюэтту, 1943)

Рацион	*Tribolium*	*Ptinus*	*Silvanus*	*Lasioderma*	*Sitodrepa*	*Tenebrio*	*Ephestia kuhniella*	*E. elutella*
Полноценный рацион	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++
Отсутствие B_1	+	±	++++	+++	—	—	—	—
Отсутствие B_2	±	—	++	++++	+	—	++	—
Отсутствие B_6	—	—	±	++	+	—	—	—
Отсутствие пантотеновой кислоты	+	±	±	++	++	—	—	—
Отсутствие холина	—	++	++++	++	++	++	+++	—
Отсутствие *i*-инозита	+++	+++	++++	++++	++	++	+	+++
Отсутствие *п*-аминобензойной кислоты	++++	+++	++++	++++	++	++	++++	++++
Отсутствие витамина PP	+	—	++++	++++	++	—	—	—
Отсутствие биотина	+	—	++++	++++	++	++	+	+++

идет лучше при более высоком ее содержании. Мы уже отмечали, что для развития *Tribolium confusum* необходимы витамины B_1, B_2, B_6, амид никотиновой кислоты, пантотеновая кислота, холин и биотин, тогда как инозит и *п*-аминобензойная кислота полезны для его развития, но не необходимы. Хорошо очищенная мука, не содержащая рибофлавина, представляет собой менее полноценный корм, чем мука, содержащая все компоненты; в зернах пшеницы личинки съедают прежде всего зародыши, богатые витамином B.

Silvanus также живет в муке и зернах злаков, но, кроме того, питается и сухими фруктами (*Tribolium* также иногда питается ими). *Silvanus* не может развиваться без углеводов, поэтому он не повреждает сухую рыбу и сушеное мясо, а также дрожжи; сухим молоком *Silvanus* также не может питаться (несмотря на высокое содержание углеводов в молочном порошке), вероятно, потому, что насекомое не усваивает лактозу. Пока не ясно, почему *Silvanus* никогда не повреждает дробленый горох; возможно, что этому препятствует наличие в последнем тригонеллина. *Silvanus*, так же как *Tribolium*, использует лишь слегка поврежденные зерна и никогда не трогает совершенно целых. В зерне он также сначала съедает зародыш. *Silvanus* может жить на синтетической среде, в которой из сахаров имеется лишь фруктоза, а содержание воды составляет примерно 20% (этим объясняется способность насекомого питаться сухими фруктами). *Silvanus* мало нуждается в витаминах группы B (фрукты бедны этими витаминами), вероятно, вследствие того, что витаминами его снабжают симбионты. *Lasioderma*, так же как и *Tribolium*, способен обходиться без углеводов и питаться веществами животного происхождения и, так же как и *Silvanus* (и по тем же причинам), очень мало нуждается в витаминах группы B. Может быть, этим объясняется способность *Silvanus* потреблять столь бедные питательными веществами продукты, как сухой табак.

Sitodrepa, повидимому, нуждается в углеводах (но не в такой степени, как *Silvanus*), так как этого жука находят на самых различных материалах, начиная с засушенных растений в гербариях и кончая пробками. Возможно,

что *Sitodrepa* усваивает из дрожжей углеводы с длинной цепью. Благодаря наличию симбионтов он может обходиться без некоторых витаминов группы В. Повидимому, *Sitodrepa* не может питаться сухими фруктами и жить на синтетическом рационе, в котором единственным источником углеводов служит фруктоза. *Ptinus tectus*—всеядное насекомое—хорошо обходится без углеводов, но, в противоположность другим насекомым, лучше развивается на рационе, богатом жирами, например на сухом молоке. Однако при питании одним сухим молоком *Ptinus tectus* не заканчивает своего развития, так как в этом продукте нехватает витаминов группы В. У *Ptinus tectus* не больше симбионтов, чем у *Tribolium*, и он не может жить без витаминов B_1, B_2 и B_6, никотиновой и пантотеновой кислот, биотина и холина. Это единственное из изученных до сих пор насекомых, которое не может питаться только очищенной мукой. Отруби с добавлением дрожжей являются для него почти такой же полноценной пищей, как и мука с дрожжами, вероятно, вследствие высокого содержания в отрубях витаминов группы В. Можно было бы предположить, что зародыши пшеницы, еще более богатые этими витаминами, будут служить для этого жука прекрасным рационом, однако в действительности это не так. *Ptinus* не только съедает зародыш (не трогая эндосперма), но часто обгрызает и наружную оболочку зерен пшеницы. Так же как и *Silvanus*, он плохо развивается на дробленом горохе, без сомнения, из-за наличия в последнем ядовитых алкалоидов. Если *Ptinus* обнаруживают на сухих фруктах, то это еще не означает, что жуки ими питаются: они находят там остатки мертвых насекомых.

Интересно отметить, что *Ephestia elutella* и *Tribolium* привлекаются в ольфактомер запахом муки (Френкель и Блюэтт, 1943).

Эфестия (*Ephestia*). Разные виды *Ephestia* (*kühniella*, *elutella*, *cautella*) развиваются плохо или даже очень плохо на рационе, вполне удовлетворяющем описанных выше жуков, если к нему не добавить масла из зародышей пшеницы и не увеличить содержания глюкозы до 50—80% (по крайней мере, для *E. kühniella*; для двух других видов достаточно 50%). Глюкозу можно заменить крахмалом, что дает хорошие результаты с *E. kühniella*, но не с двумя другими видами. *E. kühniella*, так же как и жукам, необходимы тиамин, амид никотиновой кислоты, пиридоксин и пантотеновая кислота, тогда как *E. elutella*, кроме того, требуется рибофлавин. Хлористый холин заметно ускоряет развитие *E. elutella*, а инозит—развитие *E. kühniella*. Биотин играет важную роль в развитии *E. kühniella* и *Plodia* и несколько меньшую—в развитии *E. elutella*. Различная чувствительность этих насекомых к недостатку рибофлавина объясняет, почему только *E. kühniella* может жить в экстрагированной муке, содержащей очень мало рибофлавина; с другой стороны, *E. elutella* и *Plodia* в основном питаются богатыми сахаром зародышами зерен и не трогают богатый крахмалом эндосперм, тогда как *E. kühniella* съедает и зародыш, и эндосперм (Френкель и Блюэтт, 1946).

Повидимому, наличие омыляемой фракции масла из зародыша пшеницы необходимо для вылупления бабочки с полностью развитыми чешуйками крыльев, тогда как неомыляемая фракция нужна для развития личинки. Среди необходимых пищевых веществ первое место занимает линолевая кислота, второе—витамин Е; причем по отношению к линолевой кислоте витамин играет роль антиокислителя. Другие антиокислители неомыляемой фракции имеют то же значение, и витамин Е можно заменить либо галлатом пропила или этила, либо аскорбиновой кислотой. Однако витамин Е оказывает самостоятельное влияние на развитие; то же, повидимому, можно сказать и о линолевой кислоте. Влияние различных рационов на развитие чешуек крыльев *Ephestia* прямо пропорционально содержанию в этих рационах линолевой кислоты. Избыток этого вещества приводит к нарушениям

развития гусеницы, но чешуйки бабочек развиваются совершенно нормально. Это явление зависит от токсических веществ, появляющихся при окислении линолевой кислоты, образованию которых витамин Е не может полностью препятствовать при избытке указанной выше кислоты в рационе.

В этом отношении наблюдаются любопытные аналогии между питанием крысы и *Ephestia*. У крысы, получающей недостаточное количество линолевой кислоты, наблюдаются различные поражения кожных покровов и развивается «чешуйчатая» кожа; кроме того, эта кислота необходима для роста

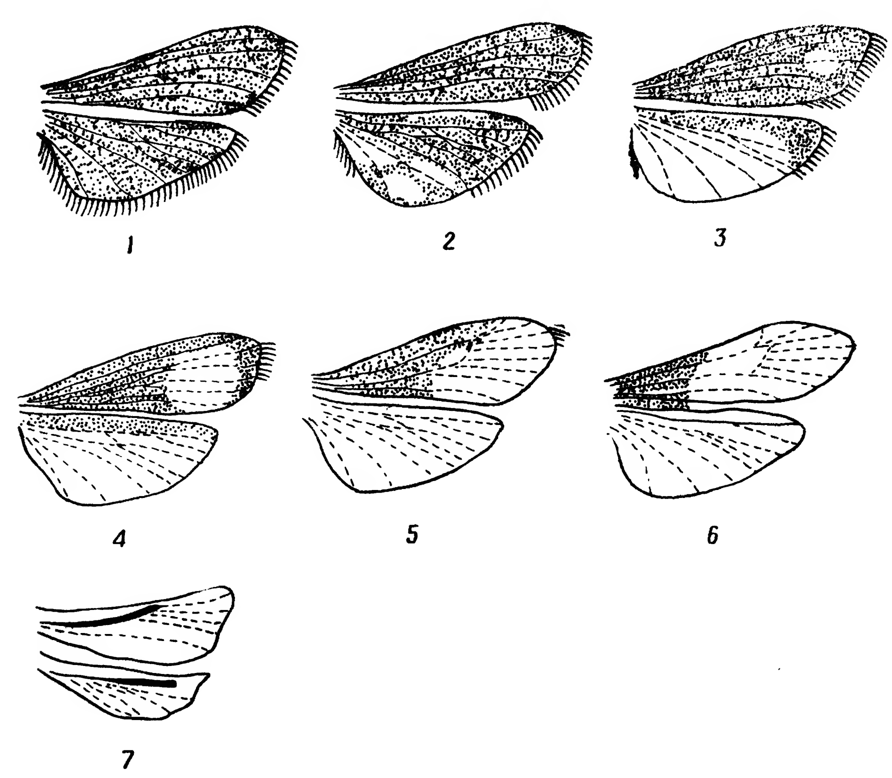


Рис. 14. Полусхематическое изображение признаков возрастающей недостаточности линолевой кислоты у *Ephestia*. (Из Френкеля и Блюэтта, 1945.)

животного. Рыбий жир, способствующий росту гусениц, но не стимулирующий развития чешуек, ускоряет рост крыс, но не оказывает большого влияния на их кожу; это связывают с высоким содержанием в рыбьем жире докозагексановой и высших жирных ненасыщенных кислот и недостатком линолевой кислоты. Однако линоленовая кислота вполне заменяет линолевую для *Ephestia*, но не для крысы. Потребность в линолевой кислоте, повидимому, характерна именно для *Ephestia*, она не наблюдается даже у *Plodia*, несмотря на близость этих видов. Интересно отметить, что аномалии в строении чешуек, обусловленные неполноценным рационом (рис. 14), напоминают наследственную аномалию, названную «стекловидностью крыльев» («glasflügeligkeit») (Френкель и Блюэтт, 1946). Арахидоновая кислота не оказывает влияния на развитие крыльев, а действует только на рост личинок (Френкель и Блюэтт, 1947).

У насекомых, получающих неполноценный рацион, наблюдаются и другие патологические особенности: у личинок *Tribolium*, лишенных тиамина, жировое тело содержит мелкие клетки, бедные жирами (Фребрих, 1939);

у личинок *Corcyra cephalonica*, питающихся рисом, наблюдаются аналогичные признаки дегенерации. Эти факты представляют большой интерес при сопоставлении их с данными о роли тиамина в обмене жиров у позвоночных. У личинок *Corcyra*, получающих неполноценный рацион, наблюдается накопление пировиноградной кислоты; если этих насекомых лишить пиридоксина и давать большое количество триптофана, то в их экскрементах обнаруживается желтый пигмент, нормально не встречающийся и отличный от ксантуреновой кислоты, выделяющейся с мочой у крыс, содержащихся на рационе, бедном пиридоксином (Суами и Сринивазайя, 1942; Сарма и Бхагват, 1942; Сарма, 1945; Лепковский, Робоц и Хааген-Смит, 1943).

НАСЕКОМЫЕ, ПИТАЮЩИЕСЯ ДРЕВЕСИНОЙ (КСИЛОФАГИ)

Химический состав древесины. Древесина в основном состоит из клетчатки (40—62% сухого веса), лигнина (18—38%) и смеси гексозанов и пентозанов (маннаны, левуланы и т. д.), объединяемых под названием *гемицеллюлозы*. Среди пентозанов важное место занимают арабан и ксилан (в тополе содержится 16% ксилана, в дубе—11—25%, в самшите—7,8%). Исключение составляют деревья со смолистой древесиной (в ели содержится 0,4% ксилана). Тополь, бук, береза, сахарный клен и голосемянные содержат маннан. В свежей древесине, кроме крахмала (до 5,9%), находятся *восстанавливающие сахара* (до 6,2%, определенные в виде глюкозы) и *белки* (1,1—2,3%). Какое-то количество этих веществ имеется и в мертвой древесине. Ниже мы рассмотрим их значение. Во многих случаях еще не установлено, содержатся ли сахара в древесине или в коре. До настоящего времени обнаружены сахароза, левулоза, глюкоза, в некоторых случаях мелецитоза (лиственничный сахар). Последняя найдена в лиственнице и дугласовой пихте (*Pseudotsuga Douglasi*). Кошениль, живущая на ветвях последней, выделяет манну, богатую мелецитозой. Многие из названных сахаров встречаются в виде глюкозидов.

Древесина содержит также много других веществ: а) *дубильные вещества*, главным образом депсиды или флобатаннины; содержание дубильных веществ в древесине, коре, заболони и сердцевине может быть весьма различным; последняя часто содержит больше дубильных веществ; б) *пигменты* (гематоксилин, брезилин, санталин, физетин, маклаурин и др.); они относятся к совершенно различным группам химических веществ. Поскольку большинство личинок, питающихся древесиной, бесцветно, можно сделать вывод, что эти вещества проходят через кишечный канал, не изменяясь, или же немедленно разрушаются внутри организма; в) *олеосмолы*; это сложные смеси углеводородов, производных абиетиновой и пимаровой кислот. Они могут играть важную роль в тропизмах насекомых в период откладки яиц (см. ниже о *Hylotrupes*); г) *жиры и масла*; в течение зимы углеводы (крахмал), содержащиеся в древесине, часто превращаются в жиры или масла. Путем микрохимических реакций на срезах живой древесины можно установить исчезновение характерной реакции иода на крахмал и появление положительной реакции на осмиевую кислоту. У сосны и березы в этот период крахмал полностью исчезает, тогда как у дуба и вяза синтезируется мало жиров и крахмал сохраняется почти весь; д) *органические кислоты*; из органических кислот были обнаружены муравьиная, уксусная, щавелевая (щавелевокислый кальций) и яблочная (в березовом соке); е) *органические азотистые вещества*; содержание азота в древесине обычно гораздо ниже 0,3% (табл. 20). Бо́льшая часть этого азота содержится в малоизученных белках, но иногда также в азотистых основаниях (главным образом в древесине тропических деревьев, например *Chinchona*, *Strychnos*), ж) *зола*; содержание золы обычно колеблется в пределах 0,2—0,9%. Сок лиственницы содержит, однако, больше 2%

Таблица 20

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ ДРЕВЕСИНЫ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ, % ОТ СУХОГО ВЕСА (из Тимон-Давида)

Растение	Крахмал	Растворимые сахара	Восстанавливающие сахара	Белки
Татарский клен	2,65 (Бэкман, 1915)	1,45 (Джонс, 1916)	0,71 (Джонс, 1916)	1,62 (Бэкман, 1915)
Береза	0,95	—	0,2 (Риппер, 1930)	2,29 (Кёниг и Беккер, 1915)
Крушина	1,54	—	—	1,89
Вяз	5,90	—	—	2,04
Тополь	—	—	2,25 (Риппер, 1930)	1,39 (Кёниг и Беккер, 1915)
Гребенщик	4,4 (Мансур и Мансур Бек, 1934)	1,1	—	—
Можжевельник	—	3,78 (Кэмпбелл и Тэйлор, 1933)	3,13 (Кэмпбелл и Тэйлор, 1933)	—
Лесная сосна	—	—	—	1,27 (Кёниг и Беккер, 1915)
Ель обыкновенная	—	—	—	1,21
Грушевое дерево	3	—	—	—

золы; содержание золы в ветвях часто выше, чем в стволе. Углекислый калий является наиболее широко распространенным компонентом золы; больше всего в ней содержится кальция, его содержание редко падает ниже 20%.

Физиологическая классификация насекомых, питающихся древесиной (ксилофаги). Из всех компонентов древесины лигнин никогда не переваривается, что, без сомнения, зависит от его особого, мало изученного строения, характеризующегося наличием сложных конденсированных бензольных и гетероциклических систем, а также метоксильных и карбоксильных групп. Что касается клетчатки, то она переваривается лишь некоторыми видами насекомых. То же можно сказать и о гемицеллюлозах (табл. 21). Различают три группы насекомых (Паркин, 1940): 1) личинки усваивают только содержимое клеток и, может быть, некоторые полисахариды, занимающие промежуточное положение между крахмалом и гемицеллюлозами (*Lyctidae*, *Bostrychidae*); 2) личинки усваивают содержимое клеток и углеводы клеточных стенок, включая гемицеллюлозы, но не усваивают клетчатки (*Scolytidae*); 3) личинки усваивают содержимое клеток и углеводы клеточных оболочек, включая клетчатку (*Anobiidae*, бóльшая часть *Cerambycidae*).

Было бы неправильно проводить резкую грань (как это делают Мансур и Мансур Бек, 1937) между *истинными* ксилофагами, способными питаться древесиной без помощи микроорганизмов, и *косвенными ксилофагами*, не способными обходиться без симбионтов. Действительно, *Hylotrupes* и *Anobium*

Таблица 21

ДЕЙСТВИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ СОКОВ НАСЕКОМЫХ, ПИТАЮЩИХСЯ ДРЕВЕСИНОЙ, НА РАЗНЫЕ ВЕЩЕСТВА

(по Паркину, 1940)

Вид	Крахмал	Сахароза	Мальтоза	Лактоза	Целюллоза	Гемицеллюлоза А	Гемицеллюлоза В	Белки
Переваривается содержимое клеток								
Lyctidae:								
Lyctus brunneus	+++	+++	+++	+++	0	0	++	+++
Bostrychidae								
Heterobostrychus brunneus	++++	++++	+++	+	0	0	0	+++
Bostrychoplites cornutus	++++	++++	+++	+	0	0	0	+++
Переваривается содержимое клеток и гемицеллюлоза								
Scolytidae:								
Phoesinus bicolor	++	++++	+++	+++	0	+++	++++	+
Переваривается содержимое клеток, гемицеллюлоза и целюллоза								
Cerambycidae:								
Cerambyx cerdo	–	–	–	–	+	–	–	–
Rhagium mordax	++++	++++	0	+++	+	++++	++++	++++
Phymatodes testaceus	++++	++++	+++	+++	++	+++	++++	+++
Isotomus speciosus	+++	++++	+++	+++	+	++++	–	+++
Xylotrochus rusticus	++++	++++	0	0	+	+++	+++	+
Smodicum cucujiforme	0	0	0	++	+	++++	–	+
Xystrocera globosa	+	+	+	+	0	–	–	+
Stromatium fuilmus	+	+	+	+	0	+	+	++
Anobidae:								
Anobium punctatum	++	+	+	++	+	++++	++++	+++
Xestobium rufovillosum	+++	+++	+++	+++	+	++++	+++	+++
Ernobius mollis	+++	+++	+	+	+	++	+++	++
Ptilinus pectinicornis	++	++	++	+	+	+++	+++	++

хотя и не имеют симбионтов и могут переваривать древесину без помощи последних, но все же рост их сильно ускоряется (как это будет видно ниже; Беккер, 1942), если на дереве, которым они питаются, поселяются грибы. Таким образом они могут получать извне вещества, помогающие им переваривать древесину, тогда как у косвенных ксилофагов эти вещества вырабатываются в организме. Поэтому для удобства изложения мы принимаем следующую классификацию питающихся древесиной насекомых, согласно которой они делятся на три группы: 1) насекомые, питающиеся живой древесиной; 2) насекомые, питающиеся сухой, но не гниющей древесиной и растворяющие клетчатку при помощи настоящих целлюлаз (*Hylotrupes*) или при помощи симбионтов (термиты); 3) насекомые, питающиеся гниющей и разлагающейся древесиной.

Насекомые, питающиеся живой древесиной. Эти насекомые (*Lyctus*, *Xystocera*) питаются легко усваивающимися углеводами. Было установлено, что самки *Lyctus* откладывают яйца только на деревья, древесина которых содержит крахмал, и не трогают древесину, лишенную этого вещества. Если

при помощи теплой воды удалить из древесины сахара, то *Lyctus* смогут еще жить за счет содержащегося в ней крахмала, но рост их прекращается. Если же при помощи кипящей воды удалить и крахмал, то личинки немедленно погибают, если только к древесине не прибавить сахара; в последнем случае развитие насекомых возобновляется (Паркин, 1936). Личинки *Xystocera globosa* (*Cerambycidae*) встречаются лишь в живой древесине, содержащей не менее 10% сахара и крахмала. Питание этих насекомых сходно с питанием растительноядных, с тем отличием, что в их пище отсутствует хлорофилл и содержится большое количество клетчатки. Неперевариваюющийся лигнин является веществом, лишь засоряющим пищу. Отметим также, что *Lyctus* содержит кишечных симбионтов (Паркин, 1936); возможно, что в питании этого насекомого они играют дополнительную роль.

Насекомые, питающиеся сухой древесиной. Переваривание без симбионтов. Личинки *Stromatium fulvum* выделяют целлюлазу, вызывающую in vitro гидролиз фильтровальной бумаги, лихенина и лигноцеллюлозы; этот фермент наиболее активен при pH 5,5. Кроме целлюлазы, секретируются также разные протеолитические ферменты (протеазы, карбоксиполипептидазы, аминополипептидазы, дипептидазы). Это насекомое живет в древесине тутового дерева, содержащей 70% клетчатки и 30% лигнина.

Личинки *Xestobium rufovillosum* питаются очень старой сухой древесиной; анализы (Норман, 1936) показывают, что эти насекомые переваривают клетчатку; отношение между содержанием клетчатки и лигнина в старых гнилых дубах колеблется от 2,38 до 2,81, а в экскрементах гусениц—от 0,86 до 1,24. Поскольку лигнин остается нетронутым, можно сделать заключение, что около $^1/_3$ общего веса клетчатки усваивается гусеницами; ферменты, выделяемые с экскрементами, оказывают подобное же действие на древесину стенок ходов. *Xestobium* развиваются лучше на старых деревьях, пораженных грибами; имеются данные о том, что, хотя часть азота древесины, на которой растет гриб *Phellinus cryptarum*, переходит в воздушный мицелий, все же древесина, пронизанная микоризами гриба, обогащается азотом. Кроме того, такая древесина размягчается, и поэтому ее легче грызть. Все эти изменения способствуют ускорению роста личинок, которые могут усваивать до 95% поглощенного азота (Кэмпбелл, 1941).

Личинка *Macrotoma palmata* (*Cerambycidae*) выделяет целлюлазу, позволяющую насекомому проникать до сердцевины стволов деревьев, содержащих лишь 0,47—0,7% сахаров и крахмала, тогда как личинки близкородственного вида *Xystrocera* не выделяют целлюлазы и должны довольствоваться живыми, не содержащими целлюлазу участками тех же стволов (Мансур, 1934). *Phymatodes variabilis* выделяет ксиланазу, гидролизующую ксилан (Сейер, 1925); однако возможно, что ее выделяют симбионты. Личинки некоторых насекомых выделяют также манназы (Ульман, 1932).

Пищеварение личинки жука усача (*Hylotrupes bajulus*) и жука точильщика (*Anobium*) изучено особенно тщательно (Беккер, 1942). Развитие *Hylotrupes bajulus* протекает различно, в зависимости от того, каким видом дерева это насекомое питается, а также от того, питается ли оно заболонью или сердцевиной. У личинок, питающихся сердцевиной, рост крайне замедлен и смертность очень велика. *Hylotrupes* предпочитает смолистые деревья (далее будет видно, что самку привлекают для откладки яиц деревья, содержащие некоторые пинены). Если из заболони удалить при помощи органических растворителей смолы и жиры, развитие личинок *Hylotrupes* идет лучше. Наоборот, оно тормозится полностью или частично (как и у *Lyctus*) при промывании древесины холодной или горячей водой или очень слабой серной кислотой. Однако добавление углеводов (в противоположность *Lyctus*) стимулирует развитие *Hylotrupes* лишь очень слабо и не регулярно;

если концентрация углеводов очень велика, то развитие насекомого может совсем остановиться. Добавление белков дает более четкие результаты: при добавлении пептонов, аминокислот или разложившихся остатков других особей *Hylotrupes* личинки этого насекомого растут в 10—15 раз быстрее. В этом случае они поглощают меньше древесины, несомненно вследствие наличия более подходящих питательных веществ. Путем добавления альбумина процесс развития можно сократить с 3 до 1 года. Обработка древесины слабой серной кислотой разрушает альбумин и поэтому делает древесину не пригодной для питания личинок. Грибы, растущие на древесине, стимулируют развитие личинок вследствие обогащения среды азотом. Обычное содержание азота в древесине ели составляет минимум, необходимый для жизни *Hylotrupes*. Наконец, несмотря на то, что эти насекомые выделяют липазу, добавление жиров в количестве, превышающем содержание этих веществ в древесине, не оказывает благоприятного влияния на развитие личинок. Личинка *Hylotrupes* усваивает 12,3% клетчатки и 2% гемицеллюлоз. Она переваривает только гексозаны и не усваивает пентозанов. Симбионты у личинок не обнаружены.

Anobiidae (Беккер, 1942) по отношению к обогащению пищи белками ведут себя сходно с *Hylotrupes*; на них также благоприятно действует предварительное заражение древесины грибами. Однако углеводы, повидимому, нужны им больше, чем *Hylotrupes* (по крайней мере, гексозы). Кроме того, у *Anobiidae* обнаружены симбионты, обилие которых зависит от вида насекомого; больше всего содержит их *Anobium punctatum*; этот вид наименее требователен к пище и может удовлетворяться почти чистой клетчаткой. Симбионты попадают на оболочку яйца, и молодая личинка заражается ими, прогрызая ее при вылуплении.

Переваривание пищи насекомыми, содержащими симбионтов. У термитов обнаружены многочисленные жгутиковые, в свою очередь, содержащие симбионтов—бактерий и *Schizomycetes* (Бальдачи и Верона, 1940). Некоторые бактерии образуют даже настоящий мицетом, аналогичный клеткам тараканов *Blatta*, содержащим бактероидов (Кох, 1937—1938). Эти жгутиковые (а, может быть, также бактерии и *Schizomycetes*), без сомнения, играют роль в питании термитов. Если симбионтов убить кислородом под давлением или высокой температурой или инактивировать действием низкой температуры (Кук, 1942), то термиты теряют способность переваривать древесину и погибают от голода. Гибель их можно предотвратить путем искусственного заражения симбионтами. В теле жгутиковых содержатся кусочки дерева, находящиеся на разных стадиях переваривания. Из *Trichomonas termopsidis* удалось выделить целлюлазу и целлобиазу (Трэджер, 1932), наиболее активную при pH 5,3. Окончательно еще не установлено, какая форма продуктов переваривания древесины ассимилируется термитами. Одни авторы считают, что сахара, образующиеся в результате переваривания клетчатки, непосредственно усваиваются термитами и при этом выделяются углекислота, водород и уксусная кислота (Хенгейт, 1939). Действительно, *Zootermopsis*, искусственно лишенные симбионтов, могут ассимилировать крахмал, сахарозу, мальтозу, лактозу, глюкозу, фруктозу и галактозу, причем их дыхательный коэффициент каждый раз соответствует обмену углеводов. Натриевые соли уксусной и молочной кислот не усваиваются (Кук, 1943).

Другие авторы считают, что глюкоза претерпевает анаэробное расщепление в организме жгутиковых (живущих лишь в условиях анаэробиоза) и что лишь продукты этого расщепления усваиваются термитами. Эта теория основывается на том, что в кишечнике термитов никогда не удавалось обнаружить сахар. С другой стороны, при культивировании на целлюлозе жгутиковых, выделенных из организма термитов, удалось установить, что они потребляют

такое количество кислорода, которое требуется для распада целлюлозы с выделением водорода, углекислого газа и уксусной кислоты, наблюдающегося у термитов. Таким образом, мало вероятно, что организм хозяина усваивает глюкозу в неизменной форме (Хенгейт, 1943).

Некоторые авторы утверждают, что термиты могут жить неопределенно долгое время на чистой клетчатке, которая предоставлялась этим насекомым в виде фильтровальной бумаги. Не говоря уже о том, что химически чистая клетчатка, не содержащая витаминов A, B, C и D, вероятно, недостаточна для питания насекомых (Кук и Скотт, 1933), следует отметить, что фильтровальная бумага содержит значительное количество азота (Хенгейт, 1941). В связи с этим встает вопрос о связывании атмосферного азота в организме термитов (как у *Hemiptera*). Однако до сих пор не удалось показать, что эти насекомые способны усваивать атмосферный азот; с другой стороны, у жука усача *Rhagium* были выделены дрожжи, способные в течение нескольких месяцев значительно обогатить среду азотом (Шаудерль, 1942). Во всяком случае, известно, что для термитов питательная ценность древесины сильно возрастает при заражении ее грибами. Некоторые виды могут питаться только такой древесиной. Подобная зависимость от грибов представляет собой, повидимому, особенность термитов (Хенгейт, 1942). Добавление к пище дрожжей или других азотистых соединений (Хенгейт) оказывает на термитов весьма благоприятное влияние.

Ergates faber, благодаря своим симбионтам, может долгое время питаться одной чистой клетчаткой (Беккер, 1943).

Известно, что тараканы *Blattidae* филогенетически очень близки к термитам: таракан *Cryptocercus* питается гнилой древесиной и в теле его содержится более 20 видов жгутиковых, родственных симбионтам термитов, без которых он не может существовать (Кливленд, 1932). В этом случае также неясно, в каком виде продукты переваривания клетчатки поступают из организма жгутикового в организм хозяина, и возникает вопрос—не происходит ли в теле этого насекомого связывание атмосферного азота непосредственно из воздуха или через бактерий-симбионтов (Гидини, 1940). Однако дыхательный обмен *Cryptocercus* так сильно отличается от обмена термитов (см. главу VI), что между этими насекомыми не следует искать слишком близких аналогий.

Бактерии-симбионты *Cryptocercus* безусловно отличаются от *Corynebacterium blattae*. Они трудно поддаются культивированию; культуры, выращенные на агаре с декстрозой, напоминают культуру риккетсий. Эти организмы образуют мицетоциты в жировом теле, а также слой вокруг овоцитов. При голодании насекомого количество мицетоцитов в жировом теле увеличивается, а в яичнике не изменяется (Гувер, 1945).

Симбионты (бактерии и грибы) найдены также в кишечнике гусеницы древоточца *Cossus*; они разлагают клетчатку, выделяя из нее целлобиозу, глюкозу и глюкуроновую кислоту, которые, вероятно, усваиваются гусеницей. Бактерии могут вызвать также дальнейший распад этих веществ с образованием водорода, метана, азота, летучих жирных кислот и молочной кислоты. Что касается грибов, то они выделяют спирт, углекислоту, ацетон и молочную кислоту. Эти грибы и бактерии удается обнаружить лишь в опилках, образующихся при прогрызании ходов, но не в здоровом дереве. Гусеница *Cossus* усваивает все содержащиеся в пище восстанавливающие сахара, так как в экскрементах они не обнаружены. Однако если этих гусениц кормить сахарной свеклой, то они окукливаются уже к концу первого года жизни, тогда как в нормальных условиях для этого нужно 2,5 года (Риппер, 1930). Некоторые авторы считают, что гусеницы *Cossus* выделяют лихеназу (Мансур и Мансур Бек, 1934). Более глубокие исследования биохимии гусениц *Cossus* представили бы большой интерес.

Насекомые, питающиеся гнилой древесиной. Личинки некоторых жуков питаются гнилой древесиной и гниющими листьями. Повидимому, подобным же образом питаются личинки ручейников (Шеффер, 1932). Что касается личинок комарика *Miastor*, обитающих под корой старых стволов, то в действительности они живут за счет разлагающих древесину микроорганизмов, так как их можно выращивать на агаровой культуре этих микроорганизмов, на стерилизованной же коре они не развиваются (Харрис, 1923). Насекомые, питающиеся гниющей древесиной, содержат многочисленных симбионтов, таких, как бактерия *Bacillus cellulosae fermentans*, обнаруженная в ректальной ампуле (бродильной камере) *Potosia cuprea*. Эта бактерия разлагает клетчатку на углекислый газ и водород, а также связывает азот воздуха (Вернер, 1926). Бактерии, обнаруженные у *Osmoderma eremita* и *Oryctes nasicornis*, полностью разлагают клетчатку, связывают азот, а затем перевариваются и усваиваются насекомыми (Видман, 1930). Однако из содержимого кишечника *Osmoderma eremita* не удается выделить целлюлазу (Риппер, 1930).

«Ложные ксилофаги». Так можно назвать насекомых, которые питаются грибами, поражающими деревья, причем эти грибы распространяются самими же насекомыми. Наименее типичное явление наблюдается у личинок жуков *Scolytidae*, регулярно заражающих свои ходы грибами, растущими на мертвой древесине (амброзия). Однако эти грибы, муфтой покрывающие внутренность галереи, вряд ли необходимы для существования жуков (за исключением *Xyleborus*), хотя и часто поедаются их личинками. Рогохвосты *Sirex* также заражают свои ходы грибами, которые не только покрывают стенки хода, но проникают внутрь древесины (Бухнер, 1928). Личинки *Sciara*, минирующие древесину, пораженную грибом, фактически питаются последним, а не древесиной (Баумбергер, 1919). К «ложным ксилофагам» можно отнести также комарика *Miastor* (см. выше).

Общие замечания о значении симбионтов. Как явствует из вышеизложенного, переваривание клетчатки нельзя связать с наличием определенного симбионта. Присутствие симбионтов в кишечнике насекомого ксилофага еще не доказывает их участия в переваривании клетчатки; действительно, у некоторых личинок *Cerambycidae* нет связанных с кишечником мицетомов, однако они легко переваривают клетчатку (Мансур и Мансур Бек, 1937). С другой стороны, in vitro не удалось наблюдать сбраживание клетчатки различными дрожжами, выделенными из кишечника *Anobiidae* и *Cerambycidae* (Гейтц, 1927). Наконец, виды *Cerambycidae*, лишенные симбионтов, развиваются с такой же скоростью, как и виды, содержащие их (Риппер, 1930).

НАСЕКОМЫЕ ХИЩНИКИ

У многих хищных насекомых наблюдается внекишечное переваривание (плавунцы, жужелицы, скакуны, водолюбы, *Myrmeleon*, *Chrysopa*, светляки). Личинки плавунцов вонзают в добычу свои изогнутые полые мандибулы и выпускают в нее темную жидкость, богатую ферментами. Разжиженные под действием этих ферментов ткани добычи заглатываются в кишечник; добыча длиной 12 *мм* полностью высасывается в течение 10 мин. У взрослого насекомого пищеварение происходит в зобе.

Пищеварительные ферменты. У плавунца (*Dytiscus marginalis*) обнаружена триптаза, активная при pH 7,3 (предельная величина pH в кишечнике). Эта триптаза имеется в зобе, в средней и задней кишке; локализована она главным образом в эпителиальных криптах. В средней кишке встречаются полипептиды, аминополипептиды и дипептидаза (Дуспива, 1939).

У жужелиц, кишечный сок которых через различные промежутки времени после еды всегда дает кислую реакцию (pH около 5,9), были обнаружены следующие ферменты.

Протеиназа, наиболее активная в зобе и передней части средней кишки. Она выделяется средней кишкой и отрыгивается в зоб (так же, как у таракана). Для этого фермента оптимальным является pH 6,0; подобная величина pH не встречается ни в одном участке кишечника. Эта протеиназа представляет собой триптазу; она активируется энтерокиназой свиньи. При кормлении предварительно голодавшего насекомого количество ее увеличивается в 4 раза.

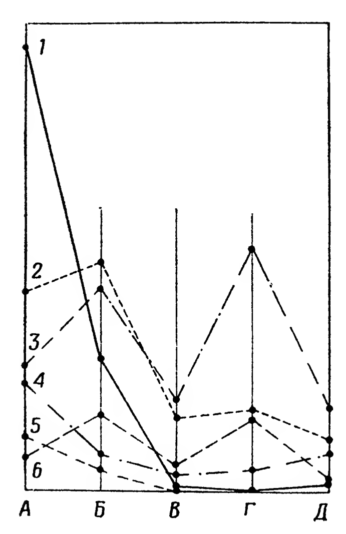


Рис. 15. Средняя активность различных ферментов в кишечнике золотистой жужелицы.

А—зоб; *Б*—передняя часть средней кишки; *В*—задняя часть средней кишки; *Г*—мальпигиевы сосуды; *Д*—задняя кишка. *1*—протеиназа; *2*—аминополипептидаза; *3*—дипептидаза; *4*—липаза; *5*—амилаза; *6*—карбоксиполипептидаза. (Из Шлоттке, 1937.)

Аминополипептидаза. Свойства и активность этого фермента сходны с триптазой; активность этого фермента максимальна в задней кишке. Она обнаруживается также в мальпигиевых сосудах.

Дипептидаза находится во всех отделах кишечника. Активность ее максимальна в передней части средней кишки и в мальпигиевых сосудах. Количество дипептидазы медленно возрастает в течение процесса пищеварения.

Карбоксиполипептидаза. Слабоактивный фермент, встречающийся в основном в передней части средней кишки и в мальпигиевых сосудах.

Липаза, слабо активная в зобе. Активность ее в других участках кишечного канала еще слабее (явление, мало понятное для хищного насекомого).

Амилаза, также слабо активная; обнаруживается главным образом в зобе и в передней части средней кишки.

Таким образом, жужелицы, повидимому, питаются в основном белками, жиры имеют для них второстепенное значение (рис. 15). Мальпигиевы сосуды хищных насекомых являются не только органами выделения, но, несомненно, принимают участие в пищеварении. Ферменты (особенно внутриклеточные), вероятно, не играют роли в кишечном пищеварении, а лишь способствуют обмену продуктов пищеварения, абсорбированных клетками (Шлоттке, 1937).

У хищных прямокрылых, например у *Tettigonia cantans*, в зобе и придатках средней кишки обнаружена *протеаза* (оптимальный pH 6,2); в задней кишке она слабо активна; в мальпигиевых сосудах отсутствует. У этих насекомых имеется также аминополипептидаза, встречающаяся не только в указанных участках кишечника, но и в мальпигиевых сосудах. Кроме того, обнаружены весьма слабо активная *карбоксипептидаза* и *дипептидаза*, активная во всех частях пищеварительного канала. Весьма активные *липаза*, *амилаза* и *мальтаза* присутствуют лишь в передней кишке. Обнаружена также *лихеназа*. Ферменты выделяются лишь во время поглощения пищи, производимого иногда через довольно длительные промежутки времени. У плавунцов же, питающихся непрерывно, ферменты выделяются постоянно (Шлоттке, 1937).

Триптазы могут выделяться слюнными железами, что, повидимому, имеет место у личинки *Corethra*.

Голодание. У личинок стрекоз при голодании количество гликогена падает от 0,2 до 0,1% сухого веса, белков—от 53 до 51%, жиров—от 11,7

до 5,9%. У плавунцов, напротив, в период голодания активно потребляются белки; 41% общего количества белков исчезает перед смертью насекомого (Словцов, 1909; Пилевичовна, 1926).

Синтетические рационы, витамины. О потребности хищных насекомых в витаминах имеется очень мало данных. У хищных муравьев рода *Camponotus* рост колонии наблюдается при следующем рационе:

Казеин	1,8 г	Холестерин	0,05 г
Сахароза	6,6 »	Солевая смесь	0,3 »
Жиры	0,2 »	Дрожжи	0,9 »
Линолевая кислота	0,05 »		

Более высокое содержание казеина оказывает вредное влияние на куколок муравьев. Количество солей может быть уменьшено без неблагоприятных последствий: личинки даже становятся более тяжелыми, а взрослые формы—более крупными. Также, очевидно, нет необходимости в жирах. Если давать казеин без витаминов и не прибавлять дрожжей, то рост личинок *Camponotus* замедляется, куколки получаются более легкие, но развитие колонии не прекращается, несомненно, вследствие наличия в зобе муравьев-кормилиц симбионтов, способных синтезировать витамины (Фальконер-Смит, 1944).

ПИТАНИЕ ЛИЧИНОК ДВУКРЫЛЫХ

Процесс пищеварения хорошо изучен у двукрылых двух видов: у падальной мухи (*Lucilia sericata*—Хобсон, 1931—1935; Маккеррас и Френей, 1933; Эванс, 1936; Михельбахер, Хоскинс и Герм, 1933) и дрозофилы (*Drosophila melanogaster*—Лафон, 1939). Сначала мы рассмотрим питание каждого из этих видов, а затем питание менее изученной *Calliphora*.

***Lucilia sericata*.** В зобе личинки *Lucilia* pH такой же, как и в поглощенной пище, и колеблется в пределах 6,5—7,5 в зависимости от характера питательных веществ. Пищеварительные соки в средней кишке дают кислую реакцию (pH 3,2), а в задней—щелочную (pH 8,2). Причина этих различий, повидимому, заключается в выделении свободной фосфорной кислоты в передней и средней кишке и аммиака—в задней. Эти колебания величины pH наблюдаются также у личинок мух, выращиваемых как на стерильной среде, так и на среде, содержащей микроорганизмы. Распределение ферментов у *Lucilia* приведено в табл. 22 (Хобсон, 1931).

Таблица 22

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФЕРМЕНТОВ У *LUCILIA SERICATA*

Фермент	Слюнная железа	Средняя кишка	Задняя кишка	Экскреты
Амилаза	±	−	−	−
Триптаза	−	++	±	−
Пептаза	−	−	−	−
Пептидаза	−	++		+
Липаза	−	++		

Ферменты, действующие на углеводы, отсутствуют, за исключением мало активной амилазы. Имеющиеся ферменты разжижают пищу личинок, которые, однако, способны усваивать и мелкие твердые частички (Маккеррас и Френей, 1933). Согласно Хобсону, личинки *Lucilia sericata* выделяют

коллагеназу, способную вызывать in vitro гидролиз коллагена и эластина, но не действующую на кератин. Этот фермент разрушает соединительнотканные перепонки, разделяющие мышечные пучки, и облегчает доступ триптазе. Для ее действия оптимальным является pH 8,0—9,0; эта величина pH обычно наблюдается в разлагающемся мясе, в котором выделяющийся аммиак поддерживает щелочную реакцию, соответствующую примерно pH 8,0—8,5. *Lucilia* удается выращивать на синтетической среде, состоящей из чистого казеина, дрожжей, минеральных солей, коровьего масла и цистина (Михельбахер, Хоскинс и Герм, 1933). Чистые углеводы и аминокислоты личинками мух не усваиваются и даже вредны для них (Браун, 1938). Таким образом, средняя кишка личинок *Lucilia* является высоко специализированным органом, не способным усваивать вещества с низким молекулярным весом и высоким осмотическим давлением. В асептических условиях личинок *Lucilia* можно выращивать на стерильной ткани мозга, но не на мышечной ткани; в последнем случае необходимо добавление бактериальной культуры (повидимому, служащей источником витамина B). При выращивании личинок на стерильной лошадиной крови, которая, так же как и мышцы, представляет собой неполноценную питательную среду, удалось установить, что для развития этого насекомого необходимы следующие вещества: 1) термолабильное вещество, повидимому, идентичное аневрину; 2) вещество, растворимое в липидах, отличающееся от витаминов A, D и E и, повидимому, представляющее собой *холестерин*; последнее вещество активно в концентрации 0,07%; оно содержится в тканях мозга (может быть, поэтому-то *Lucilia* и может развиваться на последнем); холестерин можно заменить ситостерином, ланостерином и эргостерином, хотя последние менее активны; 3) определенное количество фосфора; 4) вещество, содержащееся в дрожжах, не растворимое в воде и отсутствующее в крови лошади; 5) термостабильное вещество, содержащееся в вытяжках из дрожжей (Хобсон 1931).

Как мы уже отмечали, добавление бактериальных культур делает неполноценный рацион полноценным. Гнилостные микроорганизмы, присутствующие в обычной, нормальной для *Lucilia* биологической среде, могут иметь двоякое значение: во-первых, они доставляют необходимые витамины, а во-вторых, могут играть вспомогательную роль в лизисе белков (который происходит и без них). Последний процесс идет в основном вне тела личинки, непрерывно выделяющей протеолитические ферменты с экскрементами (Вольман, 1919)[1]. Однако в кишечнике *Lucilia* бактерии встречаются редко, так как в нем содержатся бактерицидные вещества, обнаруженные также у многих других насекомых. Малочисленные кишечные бактерии не растворяют белков и не играют никакой роли в пищеварении, которое происходит нормально и у стерильных личинок.

Дрозофила *(Drosophila melanogaster)*. Дрозофила, подобно млекопитающим и в противоположность *Lucilia*, способна усваивать белки, полностью расщепленные на аминокислоты. Некоторые белки (мышцы, казеин, фибрин) обеспечивают нормальный рост личинок; при питании другими, например серицином, получаются очень мелкие личинки. Желатина и зеин оказались неполноценным кормом. Для развития дрозофилы необходимы триптофан и цистин, а также, конечно, лизин, аргинин и гистидин. Личинки, лишенные аргинина, гистидина, лизина, триптофана или цистина, остаются очень тонкими и погибают перед окукливанием (Лафон, 1939). *Углеводы*, в отличие от млекопитающих, личинкой не усваиваются, они для нее даже вредны (Гиэно, 1917); усваиваются лишь жиры и белки. Из липидов совсем не

[1] Для жесткокрылых, питающихся экскрементами, например *Geotrupes*, многочисленные бактерии окружающей среды не имеют никакого значения, и насекомое прекрасно развивается на стерилизованных экскрементах (Фатернам, 1924).

ассимилируются нейтральные жиры, а жирные кислоты всасываются лишь в виде сложных фосфорных соединений типа лецитинов (Гиэно, 1917).

Личинки дрозофилы плохо переносят белковое голодание, тогда как взрослые насекомые выдерживают его очень легко; самки могут очень долгое время жить на агаре, содержащем сахарозу, причем тормозится лишь откладка яиц. Наконец, личинок дрозофилы удается выращивать на среде, лишенной микроорганизмов. Было установлено (Гиэно, 1917; Лафон и Татум, 1939), что для развития дрозофилы на синтетической среде необходим автолизат или бульон из дрожжей. Бульон из дрожжей удалось фракционировать и выделить из него следующие вещества, требующиеся для развития личинок: тиамин (Вант-Гоог, 1935), пиродоксин, пантотеновая кислота и рибофлавин (Татум, 1941). Необходимы также и другие вещества, например холестерин (Вант-Гоог, 1935); последний может быть заменен эргостерином, тогда как ситостерин, стигмастерин и фитостерин обладают вдвое меньшей активностью.

На основании приведенных выше данных удалось создать синтетический рацион и выращивать личинок дрозофилы в стерильных условиях. Это первый многоклеточный организм, который удается культивировать на определенной синтетической среде в отсутствие бактерий. Синтетическая среда состоит из гидролизата казеина или смеси соответствующих аминокислот, сахарозы, солей, рибонуклеиновой кислоты, биотина, холина, фолиевой кислоты, амида, никотиновой кислоты, пантотената кальция, *п*-аминобензойной кислоты, пиридоксина, рибофлавина, тиамина и агара. Нерастворимая фракция дрожжей содержит вещество, ускоряющее развитие личинок, однако химический состав его еще не изучен. Негидролизированный казеин также содержит это вещество. Рибонуклеиновая кислота необходима для развития; ее можно частично заменить адениловой кислотой, но не пуриновыми или пиримидиновыми основаниями. Дезоксирибонуклеиновая кислота задерживает развитие (Шультц, Лауренс, Ньюмейер, 1946).

Дрозофилы могут развиваться, получая лишь K_2HPO_4, $Mg\,SO_4$ и следы $NaCl$ и $CaCl_2$. Они не могут обходиться без калия (который нельзя заменить натрием) и без фосфатов. Удалось получить полное развитие личинок на среде, содержащей лишь фосфорнокислый калий (Лёб, 1915). Несколько поколений дрозофил было выращено на средах, лишенных натрия и кальция. В теле этих мух содержалось значительно меньше указанных выше веществ, чем в теле нормальных дрозофил. Приведенные результаты особенно интересны вследствие того, что кальций имеет большое значение в физиологических процессах насекомых (Рубинштейн с сотрудниками, 1935—1936).

Каллифора (*Calliphora*). Каллифору, так же как *Lucilia*, можно выращивать на ткани мозга млекопитающих, стерилизованной при 130° в течение 45 мин.; на мышечной ткани, обработанной таким же способом, это насекомое не развивается (Вольтман, 1919). *Calliphora* ассимилирует все сахариды, кроме арабинозы, рамнозы, сорбозы и мелибиозы; она усваивает также α-глюкозиды и α-галактозиды (табл. 23). Фенольные глюкозиды, β-глюкозиды, глицерин, гликоль, различные спирты, лимонная, яблочная и янтарная кислоты ею не усваиваются (Фогель, 1931).

У высших животных аланин служит для синтеза гликогена; у *Calliphora* роль его иная. Можно отметить некоторые различия в обмене сахаров у пчелы и у взрослой мухи *Calliphora*; для пчелы манноза ядовита, а лактоза ею не усваивается, тогда как арабиноза, целлобиоза и ксилоза усваиваются так же хорошо, как сахароза. В противоположность этому *Calliphora* лучше усваивает галактозу, лактозу, мелибиозу, рафинозу, т. е. все сахара, содержащие галактозу. На пище, состоящей исключительно из углеводов, они живут значительно дольше (2 месяца при 27°). Альбумин нужен, повидимому, лишь для созревания яиц.

Таблица 23

ДЕЙСТВИЕ ФЕРМЕНТОВ *CALLIPHORA* (ВЗРОСЛОЕ НАСЕКОМОЕ) НА РАЗЛИЧНЫЕ УГЛЕВОДЫ
(из Френкеля, 1940)

Пентозы	Гексозы	Полисахариды	Трисахариды	Дисахариды
Арабиноза 0 Ксилоза + Рамноза 0	Глюкоза ++ Фруктоза ++ Галактоза ++ Манноза + Сорбоза 0	Декстрин ++ Крахмал + Гликоген + Инсулин 0	Рафиноза ++ Мелецитоза ++	Сахароза ++ Мальтоза ++ Лактоза + Трегалоза ++ Мелибиоза ++ Целлобиоза 0

Глюкозиды	Фенолглюкозиды	Высшие спирты
α-Метилглюкозиды ++ β-Метилглюкозиды 0 α-Метилгалактозиды + β-Метилгалактозиды 0 α-Метилманнозиды 0 α-Метилфруктопиранозиды 0	Гелицин 0 Салицин 0 Арбутин 0	Маннит ++ Сорбит ++ Дульцит 0 Эритрит 0 Инозит 0

Делались попытки сравнить усвоение сахаров у насекомых и других животных; однако опыты, проведенные до настоящего времени на позвоночных, настолько не полны, что трудно сделать какие-либо выводы. Во всяком случае, позвоночные, повидимому, усваивают меньшее число сахаров, чем насекомые (Френкель, 1940).

Приведенные данные показывают, что в питании разных двукрылых наблюдаются значительные различия, и поэтому опасно делать общие выводы на основании опытов с отдельными видами одной группы, даже морфологически сходными между собой.

Голодание. Влияние голодания изучалось на *Phormia regina* (Лафон, 1940), которая, несмотря на высокое содержание жиров в ее организме (20% сухого веса), плохо переносит это состояние (табл. 24).

Таблица 24

ВЛИЯНИЕ ГОЛОДАНИЯ НА *PHORMIA REGINA*
(из Лафона, 1940)

Различные показатели	Нормальные насекомые	Насекомые, после голодания, близкие к гибели
Свежий вес, *мг*	26,57	19,02
Сухой вес, *мг*	6,87	4,89
Вода, %	74,15	74,30
Экстрактивные вещества, %	25,85	25,70
Липиды, *мг*	1,560	0,478
Вещества, растворимые в воде, *мг*	0,505	0,294
Вещества, не растворимые в спирте, *мг*	4,810	4,176
Сухой вес покровных тканей, *мг*	0,938	0,918

Таким образом, у *Phormia regina* во время голодания потребляется 69% липидов, 41% растворимых в воде веществ и 16% альбуминов. Однако хотя используется большой процент липидов, известная часть их остается; белки потребляются относительно меньше, но в абсолютных цифрах почти одинаково. Все это напоминает картину, наблюдаемую у позвоночных, причем главным образом гомойотермных.

НАСЕКОМЫЕ, ПИТАЮЩИЕСЯ КРОВЬЮ (ГЕМАТОФАГИ)

Многие из этих насекомых содержат в слюне *антикоагулирующее вещество*, препятствующее свертыванию крови, что позволяет ей оставаться жидкой во время питания насекомого; это вещество принадлежит к группе антитромбинов (Лестер и Ллойд, 1928). Антикоагулирующие вещества были обнаружены также в слюнных железах *Tabanus albimedius* (Корнуэлл и Паттон, 1914), *Anopheles maculipennis*, *Triatoma* и др., а также у личинок *Gastrophilus* (Динулеску, 1932). Однако у *Cimex*, различных видов *Culex* и *Aëdes* подобные вещества отсутствуют (Йорке и Макфи, 1924).

Насекомые, питающиеся кровью, принадлежат к разным, часто далеким отрядам, поэтому лучше рассматривать эти отряды каждый в отдельности.

Двукрылые. У мухи цеце (*Glossina*) в средней кишке реакция всегда слабо кислая (pH 6,5), а в зобе—более щелочная (pH 7,2). У этих насекомых имеется весьма активная *триптаза*, повидимому, аналогичная триптазе таракана. Для ее действия оптимальна более кислая среда, чем для триптазы млекопитающих. Ферментов, действующих на углеводы, за исключением очень слабой амилазы, у этого насекомого не обнаружено (Уигглсуорз, 1931).

У златоглазика (*Chrysops silacea*), который, повидимому, способен иногда питаться нектаром или медвяной росой, содержится активная инвертаза (Уигглсуорз, 1931).

У комаров длительность процесса пищеварения зависит от температуры окружающей среды и количества поглощенной крови. При 25° процесс пищеварения продолжается не дольше 24 час., а на леднике—около 15 дней (де Буассезон, 1930). Экскременты комаров дают отрицательную реакцию Тейхмана, что указывает на распад гематина. Железо гемоглобина можно обнаружить после процесса пищеварения в клетках кишечника. Для личинок комара *Theobaldia*, повидимому, необходимы белки; отсутствие же углеводов и липидов они переносят очень легко (Розебум, 1935).

Личинки комаров не выживают при кормлении одной стерильной кровью; если же последняя заражена бактериями, личинки развиваются нормально благодаря содержащимся в бактериях витаминам.

Для нормального развития личинок комара *Aëdes* среда должна содержать (на 1 *см*³) 0,04 *мг* рибофлавина, 0,008 *мг* тиамина, 0,03 *мг* пантотеновой кислоты, 0,015 *мг* витамина B_6, следы амида никотиновой кислоты и холина (Трэджер, 1942; Трэджер и Зубаров, 1938). Без глутатиона они могут развиваться. Окукливание не происходит в отсутствие фолиевой кислоты (Гольберг, 1945), причем она необходима в течение определенного критического периода. Несмотря на то, что фолиевая кислота, повидимому, не требуется для роста личинок, она оказывает большое влияние на их общее развитие и пигментацию и не может быть заменена ксантоптерином или тимином (Гольберг, де Мейон и Лавуапьер, 1945). Повидимому, личинки некоторых комаров способны синтезировать пантотеновую кислоту, по крайней мере, до известной степени, но лишь при условии, что в среде имеется β-аланин.

Минеральные соли оказывают большое влияние на рост личинок комаров. Для развития *Aëdes concolor* совершенно необходимы натрий и кальций

(Вудхилл, 1936). Добавление 0,005 *M* $CaCl_2$ значительно ускоряет развитие комара *Aëdes aegypti* (Трэджер, 1936). Отсутствие кальция сильно задерживает развитие личинок *Theobaldia incidens*; отсутствие $MgSO_4$, NaCl или KJ действует на них слабее (Фрост, Герм, Хоскинс, 1936). Значение кальция очень велико также для *Anopheles superpictus* (Бэтс, 1939).

У кровососущих двукрылых часто встречаются *симбионты*. У мухи цеце (*Glossina*) симбионты находятся в мицетоцитах, образующих мицетомы на стенке передней части средней кишки, где происходят процессы всасывания, но отсутствует секреция. Эти мицетомы не встречаются у комаров и у слепней, питающихся исключительно кровью (Уигглсуорз).

Блохи и вши. В экскрементах этих насекомых был обнаружен гематин (Фааш, 1935). Таким образом, в кишечнике блох происходит менее полное расщепление гемоглобина, чем у комаров. Блохи, а также и вши всегда содержат многочисленных *симбионтов*. Симбионты особенно необходимы для роста и размножения вши *Pediculus*, и лишенные их (путем центрифугирования в период эмбрионального развития) молодые личинки погибают в течение 6 дней. Повидимому, отсутствие симбионтов приводит к недостаточности питания насекомого, так как нормальное развитие его восстанавливается при добавлении к пище дрожжей (Ашнер и Рис, 1933). Для развития крысиной вши (*Nosopsyllus*), повидимому, необходимы некоторые минеральные соли, например аммиачный раствор закисного сернокислого железа; это насекомое может развиваться на эритроцитах, к которым добавлены сыворотка и дрожжи. Эритроциты могут быть заменены железом (Шариф, 1937).

Кровососущие клопы *Reduviidae*. Имеются подробные сведения о питании рода *Triatoma* (Николь). Установлено, что в поисках пищи эти клопы руководствуются главным образом термотропизмом. Пользуясь этой особенностью, удалось заставить их протыкать хоботком тонкую резиновую перепонку и сосать любой раствор, лишь бы он был нагрет до 42° (для *Triatoma*) или до 32° (для *Rhodnius*.) Таким образом были исследованы самые разнообразные жидкости (плазма и сыворотка крови, снятое молоко, раствор Тироде). Однако для того, чтобы сосание продолжалось достаточно долго и клопы поглощали достаточное количество пищи, нужно заставить их некоторое время голодать. Кроме того, необходимо, чтобы исследуемые солевые растворы были по возможности изотоничны плазме крови теплокровных позвоночных; выше этого оптимума количество поглощаемой жидкости закономерно возрастает, а ниже его—быстро падает. Слабая щелочность растворов (pH 7,8) оказывает благоприятное действие, тогда как даже слабо кислая реакция (pH 6,4) снижает продолжительность питания. Растворы, в которых концентрация ионов или осмотическое давление не соответствуют этим показателям крови теплокровных, повидимому, вызывают изменения в эластичности оболочек желудка насекомого. Нарушение эластичности, вероятно, препятствует всасыванию жидкости; может быть, этим объясняются те усилия, которые делает личинка, прежде чем вытащит обратно свой хоботок.

При питании одной сывороткой личинки погибают; рост их крайне замедлен, если к сыворотке добавляют только 0,1% глюкозы, 2,6 *мг* % аскорбиновой кислоты, 1,8—5,4 *мг*% амида никотиновой кислоты, 0,85 *мг*% гемина, 90—270 γ% тиамина и 2,7—7,5 *мг*% рибофлавина; при добавлении же пантотеновой кислоты развитие идет совершенно нормально (Николь и Львов, 1944). Известно также, что стерильная кровь представляет собой полноценную пищу для клопа *Triatoma*; в ней имеются все витамины, необходимые этому насекомому.

Кровососущие клопы *Reduviidae* содержат многочисленных симбионтов, которые, согласно данным Николя, могут развиваться и в организме расти-

тельноядного клопа *Pyrrhocoris*. Речь идет о дифтероидных бактериях, образующих колонии внутри клеток расширенной части средней кишки этого насекомого, где не происходит пищеварительных процессов. Принимают ли симбионты участие в этих процессах или снабжают клопов витаминами, пока не ясно. Одним из симбионтов (*Actinomyces rhodnii*) молодые личинки *Rhodnius* заражаются при поедании экскрементов или кутикулы взрослых насекомых, поэтому, принимая некоторые предосторожности, удается получить стерильные особи. Их линька сильно задерживается и может вообще не наступить, несмотря на поглощение большого количества крови. Лишь немногие из этих клопов достигают зрелого возраста, но и они не способны к размножению. После заражения насекомых симбионтами все приходит в норму (Брехер и Уигглсуорз, 1944).

НАСЕКОМЫЕ, ПИТАЮЩИЕСЯ МЕДОМ И САХАРИСТЫМИ ВЕЩЕСТВАМИ

Пчела. Как и следовало ожидать, питание пчелы изучено особенно хорошо. У этого насекомого имеются следующие слюнные железы, выделяющие большое количество ферментов.

1. *Мандибулярные железы* (одна пара). Выделяемый ими секрет при pH 4,6—4,8 очень активен у матки, менее активен у рабочих пчел и не активен у трутней. Функция этих желез мало изучена; возможно, что они помогают выходу пчелы из куколки (Кратки, 1931; Дреер, 1936).

2. *Глоточные железы.* У рабочих пчел глоточные железы выделяют так называемое *молочко*, которым кормят молодых личинок и матку. Глоточные железы начинают функционировать только при питании пыльцой (обычно через 3—6 дней после вылупления пчелы). Их секрет имеет pH 4,5—5,0. Позднее у пчелы, в возрасте 3 недель, глоточные железы выделяют амилазу и инвертазу. Эти ферменты наиболее интенсивно выделяются у пчел в возрасте 1 месяца; в это время выделяются амилаза и инвертаза, содержащиеся в меде.

3. *Лабиальные железы* (две пары). Секрет одной из них, расположенной в задней части головной капсулы, имеет нейтральную реакцию и, повидимому, используется для выработки воска. Вторая пара лежит в груди и выделяет водянистую жидкость с pH 6,3—7,0, не содержащую ферментов (Гезельсгаус, 1922) и, возможно, используемую для построения сотов (рис. 16 и 17).

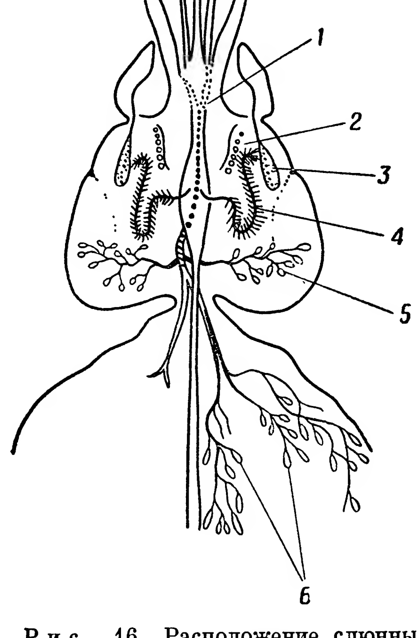


Рис. 16. Расположение слюнных желез у пчелы.

1—место соединения протоков лабиальных желез; *2*—околоротовые круговые железы; *3*—мандибулярные железы; *4*—глоточные железы; *5*—лабиальные железы, расположенные в голове; *6*—лабиальные железы, расположенные в груди. (По Гезельсгаусу, 1922.)

Эти железы развиты не одинаково у разных категорий пчел; выделяемые ими протеазы особенно активны у кормилиц, инвертазы—у рабочих (в несколько более позднем возрасте), а липазы—главным образом у пчел, выделяющих воск (Инглезент, 1940).

В кишечнике взрослой пчелы pH 5,6—6,3, а у личинки—6,8. В кишечнике пчелы выделяются многочисленные ферменты: протеаза, липаза, амилаза, инвертаза, мальтаза (Павловский и Зарин, 1922; Эвениус, 1926) и трегалаза (Бертхольф, 1927). Активность амилазы пчелы зависит от pH: она

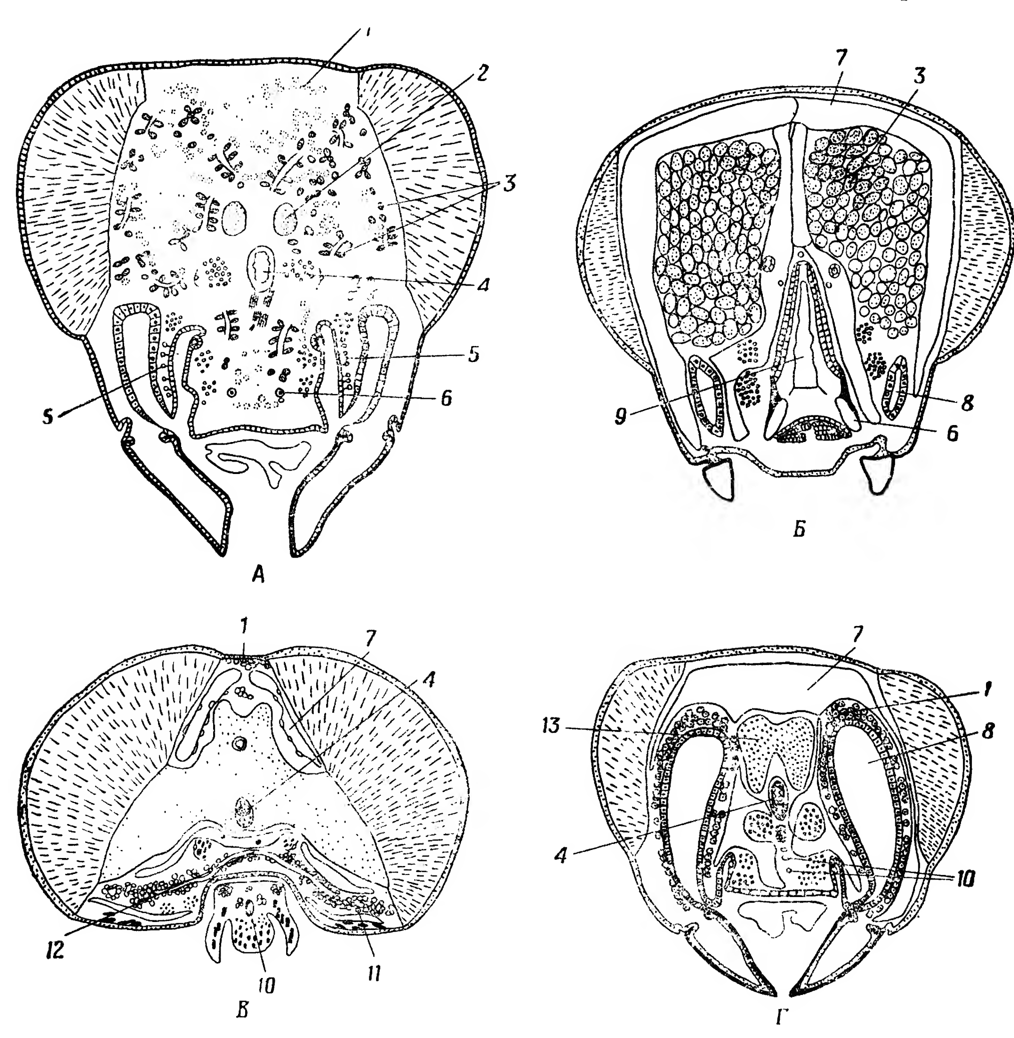


Рис. 17. Развитие желез у пчелы.

А—голова только что вылупившейся рабочей пчелы; *Б*—голова рабочей пчелы в возрасте 9 дней; *В*—голова трутня; *Г*—голова матки в возрасте 1 года. *1*—жировое тело; *2*—обонятельные доли; *3*—дольки глоточных желез; *4*—пищевод; *5*—защечные железы; *6*—выводной проток глоточных желез; *7*—трахеи; *8*—мандибулярные железы; *9*—глотка; *10*—канал лабиальных желез; *11*—задние головные железы; *12*—проток задних головных желез; *13*—надглоточный ганглий. (Из Краткого, 1931.)

активна лишь при pH 4,8—5,0. Способность амилазы образовывать декстрины очень слабая; повидимому, она образует сахар непосредственно, без образования декстринов. Температурный оптимум этого фермента находится около 37°; фермент активируется ионами Cl' (Горбах, 1942). В отличие от инвертазы слюнных желез, которая максимально активна лишь через 1 месяц после вылупления пчелы и инвертирующая способность которой зависит от времени года, инвертаза кишечника вполне активна у только что вылупившейся молодой пчелы (рис. 18) (Козьмина и Комаров, 1932). Крахмальные

зерна не перевариваются, за исключением зерен, содержащихся в пыльце; переваривание последних, несомненно, обусловливается отсутствием у них защитной оболочки. Пыльца переваривается в неразмельченном виде, повидимому, ферменты проникают в нее через микропиле. В кишечнике пчел не обнаружено лактазы, эмульсина и инулиназы (Зарин, 1923), но найдена α-глюкозидаза, гидролизующая мелецитозу, с образованием глюкозы и фруктозы. Этот фермент имеется как у личинки, так и у взрослой формы

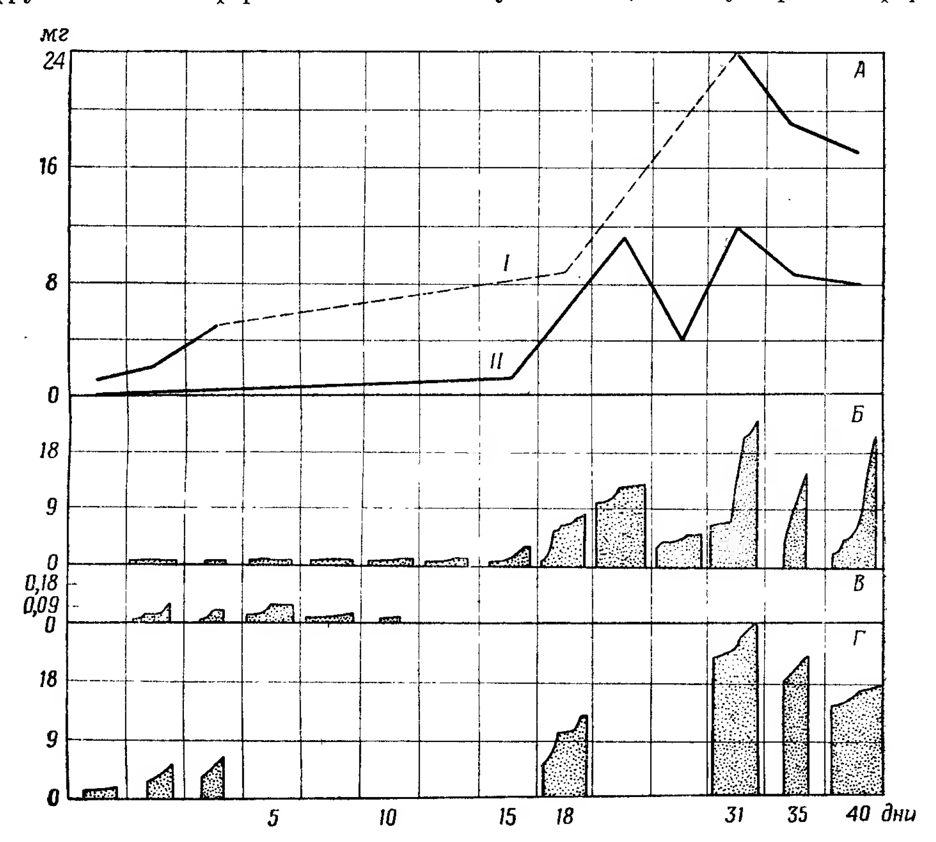


Рис. 18. Инверсия сахарозы в слюнных железах и средней кишке пчелы (содержание сахара измерялось каждые 3 часа).

А—средняя кишка (*I*) и слюнные железы (*II*), измерения произведены на 10 пчелах; *Б*—слюнные железы, измерения произведены на одной пчеле; *В*—грудные железы; *Г*—средняя кишка. (Из Козьминой и Комарова, 1932.)

и очень чувствителен к изменениям pH. Наконец, в зобе пчелы содержится дегидраза, образующая из глюкозы кислое производное (без сомнения, глюконовую кислоту; Гауе, 1940).

Пчелы питаются, в зависимости от возраста и категории, тремя сортами пищи: медом, пергой (пчелиный хлебец) и молочком. Скорость прохождения пищи через кишечный канал не изменяется под влиянием голодания, но замедляется при наличии в ней пыльцы (Пэйо и Киркор, 1944).

Состав меда. Нектар цветов в зобе пчелы превращается в мед; последний состоит из концентрированного раствора разных *сахаров*. Характер этих сахаров и соотношение между ними сильно варьируют в зависимости от их происхождения. Обычно в меде обнаруживают сахарозу, глюкозу и левулозу, часто также трегалозу, мелецитозу, рафинозу, маннит и дульцит. Альпийский мед может содержать до 38% мелецитозы (Горбах и Шнейтер, 1938).

Мед содержит также различные ферменты (инвертазу, амилазу, каталазу) и значительное количество *витаминов*: тиамина 2—9 γ%, рибофлавина 33—145 γ%, пиридоксина 176—480 γ%, пантотеновой кислоты 75—190 γ%, аскорбиновой кислоты 0,2—6,5 γ% и амида никотиновой кислоты 4—9,6 γ% (Хэйдек с сотрудниками, 1942).

Кроме того, в меде отмечали наличие *муравьиной* и *уксусной кислот*, незначительного количества *солей*, *азотистых веществ* и *ароматических соединений*. Мед окрашен в желтый цвет смесью *каротиноидов* (повидимому, тех же самых, которые находятся в пчелиной смазке и пыльце) и *хризином* (Барр, 1942; Фишер, 1940).

Перга (*пчелиный хлебец*). Это кашица из меда и лишенной оболочек пыльцы, довольно бедная азотом и липидами и очень богатая углеводами, которой пчелы кормят своих личинок (Бертхольф, 1927). Кашица содержит 6,4 м. е. витамина А (на 1 *г* свежего вещества) и 28 γ рибофлавина (на 1 *г* сухого вещества).

Молочко. При кормлении личинок пчелиной матки и очень молодых личинок рабочих пчел указанную выше кашицу заменяют *молочком*, очень богатым белками и липидами и состоящим из частично переваренных и подвергшихся действию глоточных желез пыльцевых зерен. Это молочко содержит *α-токоферол*. Недоразвитие яичников у крыс, выкормленных этим молочком (Мелемпи и Стэнли, 1940), объясняется тем, что скармливаемое

Таблица 25

УСВОЕНИЕ САХАРОВ И ДЕЙСТВИЕ НА НИХ ФЕРМЕНТОВ У НЕКОТОРЫХ ЖИВОТНЫХ (по Фогелю, 1931)

Сахара	Усваиваются или разлагаются под действием ферментов	Не усваиваются
Метилглюкозиды	Пчела, виноградная улитка, собака	Лошадь, бык, гусь, баран, уж, карп, щука, угорь
Сахароза	Взрослая пчела, личинка муравья, большинство насекомых, речной рак, черепаха, птицы, млекопитающие, человек	—
Мальтоза	Указанные выше животные; кроме того, карп, щука, угорь, лягушка, уж, гусь, собака, лошадь, бык, баран, крыса	—
Трегалоза	Пчела (личинка и взрослая), рыба (сыворотка), лошадь, бык, кролик, человек (сыворотка)	Уж, баран, большинство позвоночных, кроме рыб (сыворотка)
Лактоза	Личинка пчелы, таракан, некоторые гусеницы, виноградная улитка, все молодые млекопитающие, собака, свинья, кролик, лошадь, обезьяна, человек	Пчела (взрослая), гусеницы и куколки, двукрылые, речной рак, лягушка, уж, птицы, бык, баран (сыворотка всех позвоночных)
Мелибиоза	—	Пчела (взрослая)
Целлобиоза	Пчела (взрослая), виноградная улитка	Лошадь (поджелудочная железа и сыворотка)
Мелецитоза	Пчела (личинка и взрослая)	—
Рафиноза	Пчела (взрослая), гусеницы и куколки, двукрылые, речной рак, виноградная улитка	Позвоночные

животным молочко предварительно высушивалось ацетоном и, таким образом, лишалось всех активных веществ (Тоунсенд и Лукас, 1940). Однако пока еще преждевременно делать выводы о том, что α-токоферол играет важную роль в физиологии пчелы (см. главу IX). Молочко представляет собой также наиболее богатый источник *пантотеновой кислоты*: 511 γ на 1 *г* сухого веса (Пирсон и Берджин, 1941).

Питание пчел. Обмен углеводов. Обмен углеводов играет очень важную роль в жизни пчел: зимой пчелы питаются исключительно медом, а летом поглощают вещества, содержащие очень много сахара. Сравнивали жизнеспособность пчел, получавших разные сахара и только чистую воду; насекомые, получавшие сахарозу, фруктозу, мальтозу, мелецитозу, декстрозу и мед, жили в 4—7 раз дольше, чем особи, получавшие воду; в 3 раза дольше при кормлении трегалозой и декстрином; почти в 2 раза дольше при питании лактозой и галактозой. При питании гликогеном и крахмалом продолжительность жизни не возрастает (Бертхольф, 1927). Лактозу пчелы практически не усваивают, так же как и многие другие сахара, не имеющие для этих насекомых сладкого вкуса (Филипс, 1927). Манноза для пчел ядовита, причем *l*-манноза менее ядовита, чем *d*-манноза. Последняя ядовита для всех пчел независимо от того, вводится ли она с пищей или внутрибрюшинно. Что касается ос (*Vespidae*), то этот сахар вреден лишь для *Vespa vulgaris*. Он не ядовит для пилильщиков (Штауденмайер, 1940). Маннит, напротив, может усваиваться пчелами. Ксилоза и арабиноза, не имеющие сладкого вкуса для человека, поддерживают жизнь пчел так же хорошо, как сахароза (табл. 25 и 26; Фогель, 1931).

Таблица 26

САХАРА, УСВАИВАЕМЫЕ ПЧЕЛАМИ[1]) И ВОСПРИНИМАЕМЫЕ ИМИ КАК СЛАДКИЕ (по Фогелю, 1931)

Сахара		Сладкие	Несладкие
Пентозы	Сахара, имеющие питательную ценность		Арабиноза Ксилоза
Гексозы		Глюкоза Фруктоза	Галактова
Высшие спирты			Маннит Сорбит
Метилглюкозиды		α-Метилглюкозиды	
Дисахариды		Сахароза Мальтоза Трегалоза	Целлобиоза
Трисахариды	Сахара, не имеющие питательной ценности	Мелецитоза	Рафиноза
Метилпентозы			*Рамноза* Фукоза
Гексозы			*Манноза* Сорбова
Высшие спирты			Дульцит Эритрит Инозит
Дисахариды			*Лактоза* *Мелибиоза*

1) Сахара, обозначенные курсивом, токсичны для пчелы. Манноза при введении в больших количествах токсична также для кролика.

Азотный обмен. Азотный обмен у взрослых пчел идет очень слабо. Хотя у всех пчел имеется протеаза, усваивать азот, повидимому, способны лишь очень молодые пчелы, и то при условии, что они получают его в виде перги, смешанной с медом, и находятся при температуре улья (30—34°). При голодании содержание азота в организме не снижается. Во время развития глоточных желез содержание азота в голове увеличивается вследствие того, что он поступает из других частей организма; общее содержание азота в теле пчелы не меняется. Для иллюстрации слабой интенсивности азотного обмена в организме пчел можно отметить, что человек, весящий 70 *кг*, поглощает 40 *г* альбумина, т. е. 7 *г* азота в день. Если бы голодающая пчела весом 90 *мг* нуждалась в таком же количестве азота, то она должна была бы усваивать 0,06 *мг* азота в день, т. е. через 2 недели потеря азота должна была бы составлять 0,84 *мг*, тогда как в действительности потеря азота настолько незначительна, что не поддается определению (Келлер-Китцингер, 1935). Однако некоторые авторы считают, что у молодых пчел азотный обмен играет важную роль (Маурицио, 1946).

Другие насекомые, питающиеся сахаристыми веществами. Многие чешуекрылые и растительноядные полужесткокрылые питаются нектаром. Интересно отметить, что у взрослых чешуекрылых обнаружены лишь ферменты, действующие на сахара, тогда как у гусениц набор ферментов значительно богаче. У взрослых *Deilephila* и *Macroglossa* удалось обнаружить только одну инвертазу (Штобер, 1927). Бабочки могут поглощать значительное количество сладкой жидкости, иногда до 16—50% веса тела (*P. machaon, Vanessa atalanta, Vanessa C-album, Apatura iris*). Для них манноза не так ядовита, как для пчел (Штауденмайер, 1940).

ПИТАНИЕ ГРИБАМИ И ВОДОРОСЛЯМИ

Многие насекомые питаются грибами. Высшие грибы содержат в среднем 90% воды, 0,5—1,5% минеральных веществ (едкое кали, фосфорная кислота), 2,7—4,0% *фунгоцеллюлозы* и небольшое количество *гликогена* (главным образом в ножке молодых грибов). Личинки этих насекомых усваивают главным образом *трегалозу*; *Cortinarius castaneus* содержит 16%, а грибы рода *Boletus* 2—7% этого сахара. Трегалозы особенно много в ножках молодых грибов, где она в процессе роста гриба постепенно замещается *маннитом*. В грибах было обнаружено лишь весьма незначительное количество *фосфатидов* (0,02—0,15%) и белков (2—4 %); последние находятся главным образом в шляпке. Грибы, ядовитые для позвоночных, не ядовиты для насекомых[1]. В пищеварении подобных насекомых, повидимому, принимают участие многочисленные симбионты.

Как мы уже упоминали, многие насекомые питаются низшими грибами (некоторые виды муравьев, жуки *Scolytidae*, рогохвост *Sirex*, личинки мух *Sciara*—Баумбергер, 1931). Личинки комаров часто питаются бактериями и микроскопическими водорослями (*Anopheles*—Рубо, 1919; *Aëdes*—Аткин и Бэкот, 1917).

Химия пищеварения насекомых, питающихся грибами, очень мало изучена. Ее исследование может дать интересные результаты, если вспомнить, что насекомые предпочитают молодые грибы того же вида старым или питаются главным образом ножками, а не шляпками гриба, представляющими собой совершенно иной пищевой рацион.

[1] Это положение автора слишком категорично.—*Прим. ред.*

ЭНДОПАРАЗИТЫ

Некоторые данные имеются лишь о личинке *Hypoderma lineatum*. В среднем и заднем отделах ее пищеварительного канала обнаружены лактаза, мальтаза, инвертаза, гликогеназа, липаза, триптаза и эрептаза. Симмондсу (1939) не удалось обнаружить ферментов ни в слюнных железах, ни в задней кишке этого насекомого. Гликогеназу, липазу, триптазу и пентазу, очевидно, вырабатывают бактерии-симбионты. Основные процессы пищеварения протекают в средней кишке: в ней белки расщепляются на полипептиды и аминокислоты и происходит гидролиз жиров и гликогена. Реакция в кишечнике слабо кислая, за исключением задней кишки, где она щелочная.

НАСЕКОМЫЕ, ПИТАЮЩИЕСЯ ВОСКОМ

Большая вощинная моль (*Galleria mellonella*). У *Galleria mellonella* слюнные и мандибулярные железы не выделяют никаких ферментов, а средняя кишка выделяет *протеолитический фермент* и *липазу*. У этого насекомого не обнаружено ни амилазы, ни мальтазы. В слюнных железах и средней кишке pH около 7,0, а в прямой pH 6,0. *Протеаза* вызывает гидролиз казеина (оптимальный pH 9,6); кроме нее, обнаружены также аминопептидаза и дипептидаза (Дуспива). *Липаза*, на которую атоксил не оказывает тормозящего действия, но активность которой подавляют фтористый натрий и хинин, разлагает следующие вещества (в восходящем порядке): оливковое и касторовое масла, метилбутират натрия и трибутирин (рис. 19). Гидролиз трибутирина идет очень активно in vitro при pH 7,0; с повышением температуры активность фермента уменьшается и при 70° действие его прекращается. Оливковое масло практически не расщепляется. Эта липаза очень близка к липазе виноградной улитки и поджелудочной железы человека. Наличием этого фермента объясняют необычную устойчивость гусеницы большой вощинной моли к туберкулезной палочке[1], восковую оболочку которой растворяют ферменты, выделяемые гусеницей. Липаза обнаружена лишь у гусениц и отсутствует у бабочек (Фиссингер и Гайдос, 1936). Однако in vitro этот фермент не вызывает гидролиза воска; до настоящего времени у *Galleria* не найдено ни одного фермента, который мог бы разлагать воск in vitro (Рой, 1937).

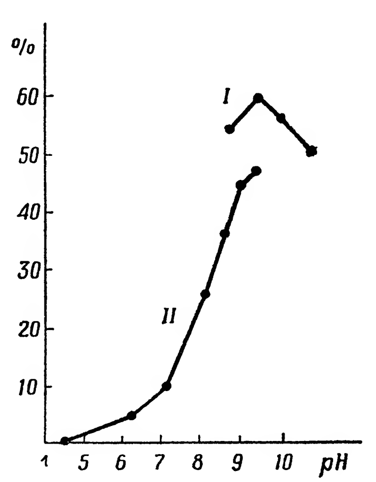


Рис. 19. Зависимость активности липазы (расщепление трибутирина, %) *Galleria* от pH.
I—в присутствии фосфатного буфера и цитрата аммония; *II*—в присутствии буфера аммиак-хлористого аммония. (Из Дуспива, 1935.)

Переваривание воска. Прежде всего необходимо отметить, что большая вощинная моль фактически не питается чистым воском; она усваивает воск, смешанный с различными азотистыми остатками; мед, повидимому, не всасывается ее кишечником. При питании чистым воском гусеницы вообще не могут развиваться. Хотя Соколовский сообщал, что ему удалось получить карликовых бабочек из гусениц, питавшихся чистым воском, лишенным белков, однако это представляется маловероятным. Имеются и противоположные

[1] Устойчивостью к туберкулезной палочке обладают также черный таракан и хрущак *Tenebrio molitor* (по данным сотрудников лаборатории Павловского).—*Прим. ред.*

высказывания; некоторые авторы утверждали, что воск не переваривается и не усваивается *Galleria* (Краут, 1934). В действительности это насекомое усваивает около 38% воска (Дуспива), и гусеницы *Galleria*, питающиеся только не содержащими воска отбросами пчел, вскоре погибают (Метальников, 1927). *Galleria* усваивает все высшие спирты, входящие в состав воска, и часть эфиров и жирных кислот с большим молекулярным весом, причем кислоты усваиваются легче, чем эфиры. Смешанные с воском углеводы не используются. В процессах пищеварения, несомненно, принимают участие симбионты.

Витамины. Если гусениц однодневного возраста содержать на приведенном ниже синтетическом рационе, то они растут лишь при условии добавления к нему хлористого тиамина (Хэйдек, 1941):

Казеин (не содержащий витаминов)	10 *г*
Агар	2 »
Автоклавированные дрожжи	20 »
Соли	4 »
Декстрин	30 »
Глицерин	2 »

Гусеницам *Galleria* необходим также амид никотиновой кислоты в количестве, по крайней мере, 5 γ%. Некоторые авторы предлагали использовать гусениц *Galleria* в качестве «биологического индикатора» для определения этого витамина (Рубинштейн и Шекун, 1939).

НАСЕКОМЫЕ, ПИТАЮЩИЕСЯ КЕРАТИНОМ (КЕРАТОФАГИ)

Кератин—основной компонент эпидермальных роговых образований млекопитающих—служит главным питательным веществом для многих *Microlepidoptera*, пухоедов и некоторых жуков (*Anthrenus* и *Dermestes*). Из этих насекомых лучше всего изучены различные виды молей: *Tineola granella*, *T. pellionella*, *T. fuscipunctella* и *T. bipunctella* переваривают шерсть млекопитающих; *Trichophaga coprobiella* питается волосками шерсти, заглатываемыми верблюдом при вылизывании шерсти и выделяющимися затем в неизмененном виде в его экскрементах; *Blabophanes nigricantella* грызет рога быков, баранов и т. д.

Титшак (1922—1926) установил, что гусеницы *Tineola biseliella* (наиболее изученный вид) явно предпочитают кератин, бо́льшая часть которого усваивается насекомым. Шерсть, изучавшаяся Титшаком, содержала 4,05—4,62% серы, а в экскрементах *Tineola biseliella* было обнаружено лишь 2,35—2,58% этого вещества; таким образом, серусодержащие аминокислоты усваивались избирательно. Через кишечный канал пища проходит очень медленно, в течение 2—4 дней. Гусеница отгрызает кусочки волосков длиной 0,25—1 *мм*. В кишечном канале волоски разбухают и затем превращаются в коричневатую кашицу, объем которой постепенно уменьшается; она выталкивается из задней кишки, смешанная с выделениями мальпигиевых сосудов.

Кератиназа состоит из смеси протеазы (наиболее активной в сильно щелочной среде) и восстанавливающего вещества. Реакция пищеварительного канала сильно щелочная (pH 9,6—10,2), однако и при этой величине pH in vitro шерсть не переваривается. Для того чтобы произошел процесс переваривания, необходимо добавлять восстанавливающее вещество, например сульфгидрат лития или тиогликолевую кислоту; при этом шерсть растворяется с выделением групп NH_2 и COOH. Кератины состоят из длинных пептидных цепей, связанных между собой молекулами серы S—S. Две половины молекулы цистина присоединяются к соседним цепям. Пептидные цепи поддаются действию протеолитических ферментов только после предваритель-

ного разрыва связи S—S в процессе восстановления. Последнее, очевидно, происходит в организме насекомых, питающихся кератином, под действием до сих пор неизвестного восстанавливающегося вещества.

В присутствии тиогликолевой кислоты реакция идет следующим образом:

$$R-S-S-R+2RS-CH_2-COOH \rightarrow 2R-SH+2S-CH_2-COOH.$$

Кишечный сок моли после еды дает интенсивную реакцию с нитропруссидом натрия, что указывает на наличие в нем групп —SH. Однако активность большинства триптаз (кроме ферментов *Tineola*) тормозится этими группами. Таким образом, эти насекомые могут переваривать кератин благодаря специфической устойчивости их триптазы к действию групп —SH и наличию восстанавливающего вещества. У гусениц *Galleria* также имеется триптаза, мало чувствительная к группам —SH, которая в присутствии восстанавливающих веществ способна переваривать кератин (Линдерстром-Ланг и Дуспива, 1935—1936).

Распад освобожденных полипептидов осуществляется под действием аминополипептидазы и дипептидазы. Гусеницы *Galleria*, повидимому, легко обходятся без жиров (Бауэрс и Мак-Кэй, 1937) и углеводов. Их экскременты содержат 26,66% азота, главным образом в виде мочевой кислоты, мочевины и аммиака. Азот пищи усваивается достаточно полно (Бэбкок, 1912; Холланд и Кордебар, 1926).

Витамины. Гусениц моли *Tineola* можно выращивать на синтетическом рационе, состоящем из казеина, глюкозы, дрожжей, холестерина, воды и солевой смеси. Присутствие глюкозы не обязательно, а холестерин и дрожжи необходимы, хотя последние можно заменить смесью чистых витаминов группы В. Из этих витаминов совершенно необходимы *пантотеновая кислота* и *амид никотиновой кислоты*; отсутствие рибофлавина, хлористого холина, пиридоксина и тиамина приводит лишь к задержке развития. Инозит, *п*-аминобензойная кислота и биотин не нужны. Как мы уже отмечали, гусеницы этой моли не развиваются на чистой, вымытой шерсти; можно предполагать, что пот доставляет необходимые для насекомого витамины, так как в нем содержатся многие витамины группы В. В отличие от других насекомых, для развития моли совершенно необходимы только два витамина этой группы, хотя *Tineola* полностью лишена кишечных симбионтов. Подводя итог, можно сказать, что особый способ питания моли объясняется не только свойствами ее триптазы, но также ее большой устойчивостью к недостатку витаминов и малой потребностью в углеводах и липидах (Френкель и Блюэтт, 1946).

НАСЕКОМЫЕ, ПИТАЮЩИЕСЯ ШЕЛКОМ

Anthrenus museorum нападает на коконы гусениц тутового шелкопряда и может развиваться на рационе, состоящем исключительно из обычного шелка (фиброин и серицин). Личинки этого насекомого не развиваются при кормлении их шерстью, желатиной, искусственной смесью аминокислот, даже шелком Тайлунг из Кантона, химический состав которого отличается от европейского шелка. Однако при кормлении паутиной их развитие доходит до метаморфоза (Абдергальден, 1925).

НАСЕКОМЫЕ, НЕ ПРИНИМАЮЩИЕ ПИЩИ

Многие чешуекрылые[1] на стадии имаго не питаются. Их хоботок атрофирован, а кишечник не выделяет ни одного фермента (Штобер, 1927).

[1] Эта особенность свойственна и ряду других насекомых, например оводам.— *Прим. ред.*

ПИТАНИЕ МУХИ *PSILOPA PETROLEI*

Личинки мухи *Psilopa petrolei* (*Ephydridae*) живут в нефтяных источниках Калифорнии и поглощают этот углеводород, необходимый для ее развития. Остатки органических веществ, случайно примешивающиеся к нефти, могут иметь значение дополнительных питательных веществ (Келлог и Ховард, 1898). В нефти, а также в зобе личинки *Psilopa* обнаружены многочисленные бактерии, способные окислять парафин. Они, вероятно, играют существенную роль в питании этих мух. Откуда *Psilopa* получает азотистые вещества, пока еще не ясно (Торпе, 1932).

ЛИТЕРАТУРА

Abderhalden E., 1925. Beitrag zur Kenntnis der synthetischen Leistungen des tierischen Organismus, *Hoppe Seyler's Z.*, **142**, 189—210.

Arnhardt L., 1927. Österreichischen Lärchenbonigtau, Lärchenmanna und Lärchenhonig, *Z. angew. Entom.*, 12, 457—472.

Ashner M., Ries E., 1932. Das Verhalten der Kleiderlaus bei Ausschaltung ihrer symbionten. Eine experimentelle Symbiosestudie, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 26, 519.

Atkin E. E., Bacot A., 1917. The relation between the hatching of the eggs and the development of larvae of *Stegomyia fasciata*. (*Aëdes calopus*) and the presence of bacteria and yeasts, *Parasitology*, **9**, 482—536.

Aubertot M., 1932. Origine proventriculaire et évacuation continue de la membrane péritrophique chez les larves *d'Eristalis tenax*, *C. R. Soc. Biol.*, 3, 1743—1745.

Aubertot M., 1932. Les sacs péritrophiques des larves *d'Aeschna* (Odonates Anisoptères); leur évacuation périodique, *C. R. Soc. Biol.*, 746—748. Sur le proventricule des larves de Diptères némocères; origine du tube péritrophique et rôle des sinus valvulaires, *C. R. Soc. Biol.*, 1905—1907.

Babcock S. M., 1912. Metabolic water: its production and role in vital phenomena, *An. Rep. Wisconsin Agric. Exp.* St., 29, 87—181.

Backmann, 1915; см. Timon-David. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, sér. 2, **15**, fasc. 2.

Baldacci E., 1941. Studi sulle termiti 9, Schizomyceti o protozoi cellulotici nell'intestino delle termiti, *Riv. Biol. Col.*, 157—159.

Baldacci E., Verona O., 1940. Sulla presenza di schizomyceti cellulosolitici nell'intestino di *Reticulitermes lucifugus*, e *Calotermes flavicollis*, *Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim.*, 5, 592—593.

Barendrecht G., 1941. The alimentary canal of *Contarinia torquens* with special reference to the hind gut, *Arch. Néerl. Physiol.*, 5, 539—575.

Barre R., 1940. Identification du colorant de la cire d'abeille, *Rev. Canad. Biol.*, **1**, 485—490.

Bates M., 1939. The use of salts for the demonstration of physiological differences between the larvae of european Anopheline mosquitoes, *Am. J. trop. Méd.*, **19**, 357.

Baumberger J. P., 1919. A nutritional study of insects with special reference to microorganisms, and their substrata, *J. exper. Zool.*, 28, 1—81.

Becker G., 1942. Untersuchungen über die Ernährungsphysiologie des Hausbockkäfers larven, *Z. vergl. Physiol.*, **29**, 315.

Becker G., 1942. Oekologische und physiologische Untersuchungen über die hölzzerstörenden Larven von *Anobium punctatum*, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **39**, 98—152.

Becker G., 1943. Beobachtungen und experimentelle Untersuchungen zur Kenntnis des Mulmbockkäfers *Ergates faber*, *Z. angew. Entom.*, **30**, 263—296.

Becker G., 1943. Zur oekologie und physiologie hölzzerstörender Käfer, *Z. angew. Entom.*, **30**, 104—118.

Beier M., 1938. Hemiptera, см. Kukenthal's Hdb. Zoologie, **84**, teil 2.

Bergmann W., 1940. *Textile Research*, **10**, 462, 75.

Bertholf L., M., 1927. The utilization of carbohydrates as food by honey-bee larvae, *J. Agr. Res.* **35**, 429—452.

Biedermann W., 1918. Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larve von *Tenebrio molitor.*, *Pflüger's Arch.*, **72**, 105—162.

Biedermann W., 1919. Die Verdauung der pflanzlichen Zellinhalts im Darm, III. *Pflüger's Arch.*, **174**, 392—425.

Blewett H., Fraenkel G., 1944. Intracellular symbiosis and vitamin requirements of two insects, *Lasioderma serricorne* and *Sitodrepa panicea*, *Proc. R. Soc.*, **B132**, 212.

Bodine J. H., 1925. Physiology of the Orthoptera, *Biol. Bull.*, **48**, 79.

de Boissezon P., 1930. Sur l'histologie et l'histophysiologie de l'intestin de la larve de *Culex pipiens*, *C. R. Soc. Biol.*, **103**, 567—568.

de Boissezon P., 1930. Sur l'histologie... et en particulier sur la digestion du sang, *C. R. Soc. Biol.*, 103, 568—570.
de Boissezon P., 1930. Contribution à l'étude de la biologie et de l'histophysiologie de *Culex pipiens*, *Arch. Zool.*, 70, 281—431.
Bottger G. T., 1940. Preliminary studies of the nutritive requirements of the European corn borer, *J. Agr. Res.*, 60, 249—257.
Bottger G. T., 1932. Development of synthetic food media for use in nutrition studies of the european corn borer, *J. Agr. Res.*, 65, 493—500.
Bowers P. E., MacCay C. M., 1940. Insect life without vitamin A, *Science*, 92, 291.
Brown A. W. A., 1937. A note on the utilization of polysaccharides by a grasshopper, *Bull. entom. Res.*, 28, 333.
Buchner P., 1928. Holznahrung und symbiose, Bornträeger, Berlin.
Busgen M., Der Honigtau, *Biol. Zbl.*, 2, 193—200.
Busnel R. G., 1939. Etudes physiologiques sur le *Leptinotarsa decemlineata* Say, Thèse Paris, Le Francois, 204 p.
Buxton, 1932. Terrestrial insects and the humidity of the environment, *Biol. Rev.*, 7, 275—320.
Campbell W., 1929. *Biochem. J.*, 23, 1290.
Campbell W., 1941. The relationship between nitrogen metabolism and the duration of the larval stage of the deadwatch beetle *Xestobium rufovillosum* reared in wood decayed by fungi, *Biochem. J.*, 35, 1200—1208.
Campbell W., Taylor C., 1933; см. Timon-David. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, sér. 2, 15, fasc. 2.
Castelnuovo G., 1934. Ricerche istologische e fisiologische sul tubo digerente di *Carausius* (*Dixippus*) *morosus*, *Arch. Zool. Ital.*, 20, 443—466.
Chauvin R., 1946. Le coefficient d'utilisation digestive, le rythme d'excrétion et le transit intestinal des Orthoptères, *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 51, 24—29.
Chrystal, 1926; см. Timon-David. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, sér. 2, 15, fasc. 2.
Cleveland L. R., 1935. The wood feeding roach *Cryptocercus*, its protozoa and the symbiosis between protozoa and roach, *Mem. Amer. Acad. Arts. Sc.*, 17, 186—342.
Cook S. F., 1943. Non-symbiodic utilization of carbohydrates by the termite *Zootermopsis angusticolis*, *Physiol. Zool.*, 16, 123—128.
Cook S. F., Scott K. G., 1933. The nutritional requirements of *Zootermopsis* (*Termopsis*), *J. cell. comp. Physiol.*, 4, 95—110.
Cook S. F., Scott K. G., 1942. Metabolic relations in the termite. Protozoa symbiosis. Temperature effects, *J. cell. comp. Physiol.*, 19, 211—219.
Cornwall J. W., Patton W. S., 1914. Some observations on the salivary secretions of the common blood-sucking insects as ticks, *Ind. J. Med. Res.*, 2, 569—596.
Corradini P., 1937. *Ann. R. Staz. Bach. Sper. Padova*, 49, 174—210.
Crowell H. H., 1941. Alimentation and utilization of food by the armyworm *Prodenia eridania*, *Ohio Sc. Univ. Doct. Diss.*, 34, 131—136.
Cuénot L., 1895. Etudes physiologiques sur les Orthoptères, *Arch. Biol.*, 14, 293—341.
Davis A. C., 1927. Studies of the anatomy and histology of *Stenopelmatus fuscus*, *Univ. Calif. Publ. Entom.*, 4, 195—208.
Deegener P., 1909. Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. I. *Deilephila euphorbiae*, *Arch. Naturges.*, 75, 71—110.
von Dehn M., 1933. *Z. Zellforsch. Mikr. Anat.*, 19, 79—105.
von Dehn M., 1936. *Z. Zellforsch. Mikr. Anat.*, 25, 787—791.
Dieuzeide R., 1928. Contribution à l'étude des néoplasmes végétaux. Le rôle des pucerons en phytopathologie, *Actes Soc. Lin. Bordeaux*, 81, 243.
Dinulescu G., Recherches sur la biologie des Gastrophiles. Anatomie, physiologie, cycle évolutif, *Ann. Sc. natur., Zool.*, 15, 1—183.
Duspiva F., 1939. Untersuchungen über die Verteilung der proteolytischen enzyme sowie der Sekret- und Resorptionzellen im Darm von *Dytiscus marginalis*, *Protoplasma*, 32, 211—250.
Evans A. C., 1939. The utilization of food by certain Lepidopterous larvae, *Trans R. Entom. Soc.*, 89, 13.
Evans A. C., 1939. The utilization of food by the larvae of the buff-tip *Phalera bucephala*, *Proc. R. Entom. Soc.*, 14, 25—30.
Evans A. C., Goodliffe E. R., 1939. The utilization of food by the larva of the mealworm, *Tenebrio molitor*, *Proc. R. Entom. Soc.*, 14, 57—62.
Evenius J., 1933. Ueber die Entwicklung der Rectaldrüsen von *Vespa vulgaris*, *Zool. Jhrb., Anat.*, 56, 349—372.
Faasch W. S., 1935. Darmkanal und Blutverdauung bei Aphaniptera, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 29, 559—584.
Falconer-Smith., 1944. Nutritional requirements of *Camponotus* ants, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 37, 401—408.

Fiessinger N., Gajdos A., 1936. Le ferment lipolytique de *Galleria mellonella*, *C. R. Soc. Biol.*, **121**, 1152—1154.
Fink D. E., 1932. The digestives enzymes of the Colorado potato beetle and the influence of arsenicals on their activity, *J. Agr. Res.*, 45, 471—482.
Fraenkel G., 1940. Utilisation and digestion of carbohydrates by the adult blowfly, *J. exper. Biol.*, 27, 18—30.
Fraenkel G., Blewett M., 1943. Intracellular symbionts of insects as a source of vitamins, *Nature*, **152**, 506—507.
Fraenkel G., Blewett M., 1943. The vitamin B complex requirements of several insects, *Biochem. J.*, **37**, 686—692.
Fraenkel G., Blewett M., 1943. The sterol requirements of several insects, *Biochem. J.*, **37**, 692—695.
Fraenkel G., Blewett M., 1943. The basic food requirements of several insects, *J. exper. Biol.*, **20**, 28—34.
Fraenkel G., Blewett M., 1943. The natural feeding and the food requirements of several species of stored product insects, *Trans. R. Entom. Soc.*, **93**, 457—490.
Fraenkel G., Blewett M., 1943. Vitamins of the B group required by insects, *Nature*, **19**, 803.
Fraenkel G., Blewett M., 1946. The dietetics of the clothes moth, *Tineola biseliella*, *J. exper. Biol.*, **22**, 146—162.
Fraenkel G., Blewett M., 1946. The dietetics of caterpillars of three *Ephestia* species (*E. kühniella*, *elutella*, *cautella*) and of a closely related species *Plodia interpunctella*, *J. exper. Biol.*, **22**, 162—172.
Fraenkel G., Blewett M., 1946. Linoleic acid, vitamin E, and other fat soluble substances in the nutrition of certain insects, *E. kühniella*, *elutella*, *cautella* and *Plodia interpunctella*, *J. exper. Biol.*, **22**, 172—191.
Fraenkel G., Reid J. A., Blewett M., 1941. The sterol requirements of the larva of the beetle, *Dermestes vulpinus*, *Biochem. J.*, **35**, 712—720.
Frenzel, 1891. Die Verdauung lebenden Gewebes und die Darmparasiten, *Arch. Anat. Physiol.*, *Physiol. Abt.*
Fröbrich G., 1939. Untersuchungen über Vitaminbedarf und Wachstumfaktoren bei Insekten, *Z. vergl. Physiol.*, **27**, 335.
Frost F. M., Herms W. B., Hoskins W. M., 1936. The nutritional requirements of the larva of the mosquito, *Theobaldia incidens*, *J. exper. Zool.*, **73**, 461.
Gauhe A., 1940. Ueber ein glucoseoxydierendes enzym in der pharynxdrüse der honigbiene, *Z. vergl. Physiol.*, 28, 211.
Ghidini G. M., 1941. A proposito di alcuni recenti riserche sulla cellulosolitici nell'-intestino delle termiti, *Boll. Zool.*, **13**, 103—113.
Gier H. T., 1936. The morphology and behavior of the intracellular bacteroids of roaches, *Biol. Bull.*, 433—452.
Glaser R. W., 1930. *J. exper. Med.*, 51, 59—82.
Glasgow H., 1914. The gastric caeca and the caecal bacteria of the Heteroptera, *Biol. Bull.*, 26, 101—170.
Golberg L., De Meillon B., Lavoipierre M., 1945. The nutrition of the larve of *Aëdes aegypti*. II. Essential watersoluble factors from yeast, *J. exper. Biol.*, **21**, 84.
Gorbach G., 1942. Zur Kenntnis der Stärkeverdauung durch die Biene. 2. Mitteilung in der reihe: ernährungsphysiologische Studien an der Biene, *Forsch. Dienst.*, **13**, 67—78.
von Gorka A., 1914. Experimentelle und morphologische Beiträge zur Physiologie der malpighische Gefässe der Käfer, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **34**, 233—338.
Graham-Smith G. S., 1934. The alimentary canal of *Calliphora erythrocephala* with special reference to the musculature and proventriculus, rectal valve and rectal papillae, *Parasitology*, 26, 173—248.
Green T. L., 1931. The anatomy and histology of the alimentary canal of the common wasp *Vespa vulgaris*, *Proc. Zool. Soc.*, 1041—1066.
Gresson R. A. R., 1934. The cytology of the midgut and hepatic caeca of *Periplaneta orientalis*, *Q. J. microsc. Sc.*, **77**, 317—334.
Griffiths J. T., 1941. Effects of pH and of various concentrations of sodium potassium and calcium chloride on motility of the isolated crop of *Periplaneta americana*, *Iowa St. Coll. J. Sc.*, **16**, 57—59.
Griffiths J. T., Tauber O. E., 1940. Motility of the excised fore gut of *Periplaneta americana* (*Orthoptera*) in various salt solutions, *Iowa St. Coll. J. Sc.*, **14**, 393—402.
Grison P., Roehrixh R., 1946. Bilans nutritifs chez le Doryphore adulte, *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 134—137.
Grun, 1900; см. Timon-David. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, sér. 2, **15**, fasc. 2.

G u y e n o t E., 1917. Recherches expérimentales sur la vie aseptique et le développement d'un organisme (*Drosophila ampelophila*) en fonction du milieu, *Bull. Biol.*, **57**, 1—330.
H a r r i s R. G., 1923. Sur la culture des larves de Cécidomyies pédogénétiques (*Miastor*) en milieu artificiel, *C. R. Soc. Biol.*, 88, 256—258.
H a y d a k M. H., 1941. Nutrition of the wax moth larvae. I. Requirements for vitamin B, *Proc. Minnesota, Acad. Sc.*, 9, 27—29.
H a y d a k M. H., P a l m e r L. S., 1941. Vitamin content of bee foods. III. Vitamin A and riboflavin content of bee bread, *J. econ. Entom.*, **34**, 37—38.
H a y d a k M. H., P a l m e r L. S., T a n q u a r y M. C., V i v i n o A. E., 1942. Vitamin content of honey, *J. Nutrition*, **23**, 281—288.
H e i t z E., 1927. Ueber intrazelluläre Symbiose bei holzfressenden Käferlarven, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **7**, 279—305.
H e l l e r J., 1926. Ueber den Hungerstoffwechsel der Schmetterlinge, *Biochem. Z.*, **172**, 74—81.
H e r i n g G., 1926. Biologie der Lepidopteren, Berlin, Springer.
H e r t i g M., 1921. Attempts to cultivate the bacteroids of the Blattae, *Biol. Bull.*, **41**, 181—187.
H e s e l s h a u s F., 1922. Die Hautdrüsen der Apiden und verwandte Formen, *Zool. Jhrb., Anat.*, **43**, 369—464.
H o b s o n R. P., 1931. Studies on the nutrition of blow-flies larvae. I. Structure and function of the alimentary tract, *J. exper. Biol.*, 8, 190.
H o b s o n R. P., 1931. On an enzyme from blow-fly larva *Lucilia sericata*, which digest collagen in alkaline solutions, *Biochem. J.*, **25**, 1458—1463.
H o l l a n d e A. C., C o r d e b a r d H., 1926. Notes chimiques et physiologiques se rapportant aux excréments de la teigne du crin, *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 8, 631—635.
V a n t'H o o g, 1935. Aseptic culture of insects in vitamin research, *Z. Vitaminforsch.*, 4, 300; 5, 118.
H o o v e r S. C., 1945. Studies on the bacteroids of *Cryptocercus punctulatus*, *J. Morphol.*, **186**, 213—223.
H o v a s s e R., 1930. *Bacilus Cuenoti* Mercier, Bactérioide de *Periplaneta orientalis* à la morphologie d'une bactérie, *Arch. Zool.*, **70** (Notes Rev.), 93—96.
H u n g a t e R. E., 1939. Experiments on the nutrition of *Zootermopsis*. III. The anaerobic carbohydrate dissimilation by the intestinal protozoa, *Ecology*, **20**, 230—245.
H u n g a t e R. R., 1941. Experiments on the nitrogen economy of termites, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **34**, 467—489.
H u n g a t e R. E., 1943. Quantitative analysis of the cellulose fermentation by termites protozoa, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **36**, 730—739.
I n g l e s e n t H., 1940. Zymotic function of the pharyngeal, thoracic and post-cerebral glands of *Apis mellifica*, *Biochem. J.*, **34**, 1415—1418.
I n o u y e R., 1917. A contribution to the study of the chemical composition of the silkworm at different ages of its metamorphosis, *J. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo*, 5, 67—79.
I s e l y F. B., 1944. Correlation between mandibular morphology and food specificity in grasshoppers, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **37**, 47—67.
J a g u j i n s k a i a L. W., 1940. Présence d'une membrane péritrophique dans l'estomac de la femelle adulte d'*Anopheles maculipennis*, *Med. Parasitol.*, 9, 601—602.
J a m e s o n A. P., Atkins W. R. G., 1921. On the physiology of the silkworm, *Biochem. J.*, 15, 290—312.
J o n e s, 1916; см. T i m o n-D a v i d. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, **15**, 11.
K a y s e r F., B a i l l y R., M a t h i e u C., 1940. Étude de l'action des divers aliments sur la teneur en stérols d'un insecte *Periplaneta americana*, *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 22, 418—429.
K e l l e r-K i t z i n g e r R., 1935. Kann die erwachsene Arbeiterin der Honigbiene (*Apis mellifica*). Eiweis vertreten, *Z. vergl. Physiol.*, 22, 1—32.
K e l l o g g-H o w a r d, 1898; см. T i m o n-D a v i d. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, sér. 2, 15, fasc. 2.
K o c h A., 1931. Die symbiose von *Oryzaephilus surinamensis* (*Coleoptera, Cucujidae*), *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **23**, 389—424.
K o c h A., 1933. Über das Verhalten symbiontenfreien *Sitodrepa* larven, *Biol. Zbl.*, **53**, 199—203.
K o c h A., 1936. Symbiose Studien, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **32**, 137—180.
K o e h l e r A., 1920. Ueber die Einschlusse der Epithelzellen der Bienedarm und die damit in Beziehung stehenden Probleme der Verdauung, *Z. angew. Entom.*, **7**, 68—91.
K ö n i g, B e c k e r, 1915; см. T i m o n -D a v i d). *Ann. Fac. Sc. Marseille*, sér. 2, 15, fasc. 2.
К о з ь м и н а Н. П., К о м а р о в П. М., 1933. Об инвертирующей способности слюнных желез и кишечника пчел различного возраста, *Зоол. журн.*, **12**.

Kratky E., 1931. Morphologie und Physiologie der Drüsen im Kopf und Thorax der Honigbiene (*Apis mellifica*), *Z. wiss. Zool.*, **139**, 120—200.
Kraut H. et coll., 1934. Ueber die Cerase der Wachsmottenraupen, *Biochem. Z.*, **269**, 205—210.
Kusmenko S., 1940. Ueber die postembryonalen Entwicklung des Darmes der Honigbiene und die Herkunft der larvalen peritrophischen Hüllen, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, **66**, 463—530.
Landi E., 1934. *Ann. Staz. Bach. Sper. Padova*, **47**, 66—68.
Lafon M., 1941. Étude expérimentale de l'inanition chez *Phormia regina*, *C. R. Soc. Biol.*, **135**, 193—197.
Lafon M., Teissier G., 1939. Inanition et métamorphose chez *Phormia regina*, *C. R. Soc. Biol.*, **131**, 417—420.
Lafon M., Teissier G., 1939. Les besoins nutritifs de la larve de *Tenebrio molitor*, *C. R. Soc. Biol.*, 75—77.
Lepkowsky S., Robosz E., Haagen-Smit A. J., 1943. Xanthurenic acid and its role in the tryptophane metabolism of pyridoxine deficient rats, *J. biol. Chem.*, **149**, 195.
Lester H. M., Lloyd L., 1928. Notes on the process of digestion in tse-tese flies, *Bull. entom. Res.*, **19**; 39—60.
Loeb J., 1915. The simplest constituents required for growth and the completion of the life cycle in an insect *Drosophila*, *Science*, **41**, 169—170.
Luciani lo Monaco, 1897. L'accrossement progressif en poids et en azote de la larve du ver à soie par rapport à l'alimentation nécessaire dans les âges successifs, *Arch. Ital. Biol.*, **27**, 340—349.
MacCay C. M., 1938. The nutritional requirements of *Blattella germanica*, *Physiol. Zool.*, **2**, 89.
Mackerras M. J., Freney R., 1933. Observations on the nutrition of maggots of the Australian blowflies, *J. exper. Biol.*, **10**, 237—246.
MacGregor M. E., 1930. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.*, **23**, 329—331.
Mansour K., 1934. On the intracellular microorganisms of some Bostrychid beetles, *Q. J. microsc. Sc.*, **77**, 243—271.
Mansour K., Mansour Bek J., 1934. On the digestion of wood by insects, *J. exper. Biol.*, **2**, 243—256.
Mansour K., Mansour Bek J., 1934. The digestion of wood by insects and the supposed role of microorganisms, *Biol. Rev.*, **9**, 263—282.
Mansour K., Mansour Bek. J., 1937. *Enzymologia*, **4**, 1—16.
Marchlewski L., Urbanczyk, 1933. *Biochem. Z.*, № 263.
Martin H. E., Hare L., 1942. The nutritive requirements of *Tenebrio molitor* larvae, *Biol. Bull.*, **83**, 428—437.
Maurizio A., 1946. Beobachtungen über die Lebensdauer und den Futterverbrauch gefangen gehaltener Bienen, *Beih. Schweiz. Bienen Z.*, **13**, 48.
Melampy L. M., Maynard L. A., 1937. Nutrition studies with the cockroach, *Blattella germanica*, *Physiol. Zool.*, **10**, 36—44.
Melampy L. M., Stanley A. J., 1940. Alleged gonadotrophic hormon of royal jelly, *Science*, **1**, 457—458.
Mellanby K., 1932. The effect of atmospheric humidity on the metabolism of the fasting mealwork, *Proc. R. Soc.*, **3**, 376—380.
Metalnikov, 1927; см. Timon-David. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, sér. 2, **15**, fasc. 2.
Michelbacher A. E., Hoskins W. M., Herms W. B., 1932. The nutrition of flesh fly larvae, *Lucilia sericata*, *J. exper. Zool.*, **64**, 109.
Möbusz A., 1897. Ueber den Darmkanal der *Anthrenus*-Larve, nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration, *Arch. Naturges.*, **63**, 89—128.
Molliard M., 1913. Recherches physiologiques sur les galles, *Rev. génér. Botan.*, **25**, 225—232, 285—307, 341—370.
Montalenti G., 1930. L'origine e la funzione della membrana peritrofica dell'intestino degli Insetti, *Boll. Ist. Zool. R. Univ. Roma*, **8**, 36—64.
Newcomer E. J., 1914. Some notes on the digestion and the cell structures of the digestive epithelium in insects, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **7**, 311—322.
Nicolle P., 1941. Appareil pour l'alimentation artificielle des Réduvidés hématophages, *Bull. Soc. Path. Exot.*, **34**, 179—184.
Nicolle P., 1942. A propos de l'adaptation à l'hémophagie chez les Insectes et plus spécialement chez les Réduvidés, *Biol. Med.*, **32**, 1—48.
Nicolle P., Grenier P., 1942. Sur les diverses modalités du mécanisme de la réplétion chez les Réduvidés hématophages et particulièrement sur le rôle du connexivum, *Bull. Soc. Path. Exot.*, **35**, 65—71.
Nicolle P., Lwoff M., 1943. Recherches sur la nutrition des Réduvidés hématophages. I. Développement des stades larvaires de *Triatoma infestans* Klug dans les conditions habituelles d'élevage, *Bull. Soc. Path. Exot.*, **35**, 219—232.

Nicolle P., Lwoff M., 1943. II. Besoins alimentaires des adultes de *Triatoma infestans* dans les conditions habituelles d'élevage. Fécondité des femelles, *Bull. Soc. Path. Exot.*, 36, 110—124.
Nicolle P., Lwoff M., 1943. III. Alimentation artificielle de *Triatoma infestans* Klug au moyen de sang défibriné hémolysé, *Bull. Soc. Path. Exot.*, 36, 154—167.
Nicolle P., Lwoff M., 1944. L'acide panthoténique dans la nutrition de l'hémiptère hématophage *Triatoma infestans*, *C. R. Soc. Biol.*, 138, 341.
Nicolle P., Mathis M., 1941. Absorption de solutions salines par un Réduvidé hématophage, *Triatoma infestans* Klug. Importance de la concentration, *C. R. Acad. Sc.*, 212, 514—517.
Nielsen E. T., 1943. X-ray observation on the passage of food in *Orthoptera*, *Ent. Med.*, 23, 255—272.
Norman A. G., 1936. *Biochem. J.*, 30, 1135—1137.
Offhaus K., 1940. Der Einfluss von Wachstumfördernden Faktoren auf die Insektenentwicklung unter besonderer Berücksichtigung der Phytohormone, *Z. vergl. Physiol.*, 27, 384.
Paillot A., Kirkor S., 1944. Étude de la vitesse de cheminement des aliments à travers les différentes parties du tube digestif de l'abeille, *C. R. Soc. Biol.*, 138, 34.
Parkin E. A., 1936. A study of the food relation of the *Lyctus* powder post beetle, *Ann. appl. Biol.*, 23, 369—400.
Parkin E. A., 1940. The digestives enzymes of some woodboring beetle larvae, *J. exper. Biol.*, № 17.
Павловский Е. Н., Зарин Е. М., 1922. On the structure of the alimentary canal and his ferments in the bee (*Apis mellifica*), *Quart. B. Mic. Sc.*, 66, 509—556.
Pearson P. B., Burgin C. J., 1941. The panthotenic acid content of royal jelly, *Proc. Soc. exper. Biol. a. Med.*, 48, 415—417.
Perez C., 1920. Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala*), *Arch. Zool.*, 41—274.
Pesson P., 1944. Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de Coccides, Thèse Paris.
Petri L., 1905. Ulteriori ricerche supra i batterie che si trovano nell'intestino della larva della Mosca olearia, *Atti. R. Acad. Lincei*, 14, 399—404.
Petri L., 1910. Untersuchungen über die Darmbakterien der Olivenfliege, *Zbl. Bakt.*, 2, 26, 357—367.
Philips E. F., 1927. The utilization of carbohydrates by honeybees, *J. Agr. Res.*, 35, 385—428.
Pilewiczowna M. O., 1926. Sur le métabolisme azoté des Insectes, *Prace Inst. Nenck.*, 3, 1—25.
Ramme W., 1920. Zur Lebensweise von *Pseudogenia*, *Sitz. ber. Ges. Naturf. Fr., Berlin*, 130—132.
Rengel C., 1903. Über der Zusammensetzung von Mitteldarm und Enddarm bei den Larven der aculeaten Hymenopteren, *Z. wiss. Zool.*, 75, 221—232.
Ripper W., 1930. Zur Frage der Celluloseabbaus bei der Holzverdauung xylophager Insectenlarven, *Z. vergl. Physiol.*, 13, 312—333.
Roubaud E., 1919. Les particularités de la nutrition et la vie symbiotique chez les mouches tsé-tsé, *Ann. Inst. Pasteur*, 33, 489—536.
Rozeboom L. E., 1935. *Am. J. Hyg.*, 21, 167.
Roy D. N., 1937. On the physiology of digestion in larvae of *Gastrophilus equi*, *Parasitology*, 29, 150—162.
Рубинштейн Д. Л., Шекун Л. А., 1940. О необходимости никотиновой кислоты для развития насекомых, *Бюлл. эксп. биол. и мед.*, 9, вып. 1, 72—74.
Saint-Hilaire K., 1931. Vorderdarmanhänge bei *Lophyrus* Larven und ihre Bedeutung, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 21, 608—616.
Sanford E. J., 1918. Experiments on the physiology of digestion in Blattidae, *J. exper. Zool.*, 25, 355—401.
Sarin E. J., 1923. Ueber Fermente der Verdauungsorgane der Honigbiene, *Biochem. Z.*, 135, 58—84.
Sarin E. J., 1923. Weitere Studien über Invertase des Darmkanal der Honigbiene, *Biochem. Z.*, 135, 75—84.
Sarma P. S., 1945. Pyridoxine and tryptophane metabolism in rice moth larvae *Corcyra cephalonica*, *Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med.*, 58, 140.
Sarma P. S., Bhagvat K., 1942. Accumulation of pyruvic acid in rice moth larvae fed on a vitamin B_1 deficient diet, *Curr. Sc.*, 4, 231.
Schauderl H., 1942. Ueber die Assimilation des elementaren Stickstoffs der Luft durch die Hefesymbionten von *Rhagium inquisitor*, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 38, 526—533.
Scheffer H., 1932. Beobachtungen und Versuche zur Oekologie der Trichopteren Larven, *Z. wiss. Zool.*, 142, 157—189.

Schlottke E., 1937. Untersuchungen über die Verdauungsfermente der Insekten, *Z. vergl. Physiol.*, 24, 210—247; 422—450; 463—490.
Schlottke E., Becker G., 1942. Verdauungsfermente im Darm der Hausbockkäferlarven, *Biol. gen.*, 16.
Schneider-Orelli O., 1909. Die Miniergänge der *Lyonetia clerkella* und die Stoffwanderung in Apfelblättern, *Zbl. Bakt.*, 24, 158—181.
Schulze P., 1927. Die chitinigen Gespinstfäden der Larve von *Platydema tricuspis*, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 9, 333.
Schultz J., Saint Lawrence P., Newmeyer D., 1946. A chemically defined medium for the growth of *Drosophila melanogaster*, *Anat. Rec.*, 96, 44.
Seilliere G., 1905. Sur une diastase hydrolysant la xylane dans le tube digestif de certaines larves de Coléoptères, *C. R. Soc. Biol.*, 58, 940—941.
Sharif M., 1937. On the life history and the biology of the rat flea *Notopsyllus fasciatus*, *Arch. Entw. Mech.*, 113, 210.
Simmons S. W., 1939. Digestive enzymes of the larvae of the cattle grub, *Hypoderma lineatum*, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 31, 621—627.
Shinoda O., 1927. Contributions to the study of intestinal secretions in insects. II. A comparative histocytology of the midintestine in various orders of insects, *Z. Zellfors. Mik. Abat.*, 5, 278—292.
Shinoda O., 1931. On the starch digestion in the silkworm, *Annot. Zool. Japan.*, 13, 117—125.
Smith F., 1944. Nutritional requirements of *Camponotus ants*, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 37, 401.
Snipes B. T., Tauber O. E., 1937. Time required for food passage through the alimentary canal of the cockroach, *Periplaneta americana*, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 30, 277—284.
Sokolowsky; см. Timon-David. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, sér. 2, fasc. 15.
Staudenmayer T., 1938—1939. Die Giftigkeit der Mannose für Bienen und anderen Insekten, *Z. vergl. Physiol.*, 26, 644.
Staudenmayer T., Stellwag F., 1939—1940. Ueber Wasserstoffionenkonzentration und das pufferungvermögendes Darmes von *Clysia ambiguella*, *Polychrosis botrana* und einigen anderen Insekten sowie ihres Futters, *Z. angew. Entom.*, 26, 589—607.
Steudel A., 1923. Absorption und Sekretion in Darm von Insekten, *Zool. Jhrb. Physiol.*, 33, 165—224.
Stober W. K., 1927. Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Lepidopteren, *Z. vergl. Physiol.*, 6, 530—565.
Swamy B. G., Sreenivasaya M., 1942. Studies in insect nutrition. Symptomatology of avitaminosis in *Corcyra cephalonica*. A histological study, *Curr. Sc.*, 2, 147.
Sweetman M. D., Palmer L. S., 1928. Insects as test animals in vitamin research. I. Vitamin requirements of the flour beetle *Tribolium confusum*, *J. Biol Chem.*, 77, 33.
Swingle H. S., 1928. Digestive enzymes of the oriental fruit moth, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 21, 469—475.
Tatum E. L., 1939. Nutritional requirements of *Drosophila melanogaster*, *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 25, 490—497,
Tatum E. L., 1941. Vitamin B requirements of *Drosophila melanogaster*, *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 27, 193.
Tchang Yung Tai, 1929. Recherches sur l'histogenèse et l'histophysiologie de l'épithélium de l'intestin moyen chez un Lépidoptère *Galleria mellonella*, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, Suppl. 12, 144.
Thorpe W. H., 1932. Petroleum bacteria and the nutrition of *Psilopa petrolei*, *Nature*, 130, 437.
Thorpe W. H., 1934. The biology and development of *Cryptochaetum grandicorne* (*Diptera*) internal parasite of *Guerrinia serratulae* (*Coccidae*), *Q. J. microsc. Sc.*, 77, 273—304.
Tischer J., 1940. Ueber die Herkunft der gelben Farbstoffes der Bienewachses, *Hoppe Seyler's Z.*, 267, 14—27.
Titschack E., 1932. Beiträge zur einer Monographie der Kleidermotte, *Tineola biseliella*, *Z. techn. Biol.*, 10, 1—166.
Toth L., 1940. The protein metabolism of Aphids, *Ann. Hist. Nat. Mus. Nat.*, *Hongr.*, 33, 167—170.
Toth L., Batori M., 1942. Stickstoffsbindung aus der Luft bei den Aphiden und bei den Homopteren, *Z. vergl. Physiol.*, 30, 67—73.
Toth L., Wolsky A., 1941. Gaswechsel und respiratorischer Quotient bei dei Aphiden, *Zool. Anz.*, 136, 99—103.
Townsend G. F., Lucas G. C., Chemical examination of the lipid fraction of royal jelly, *Science*, 92, 32—76.

Trager W., 1932. *Biochem. J.*, 26, 1762—1771.
Trager W., 1936. The utilisation of solutes by mosquito larvae, *Biol. Bull.*, 71, 343.
Trager W., 1942. The chemical nature of growth factors required by mosquito larvae, *New Jersey Mosquito Exterm. Ass. Proc. An. Meet.*, 29, 46.
Trager W., 1947. Insect nutrition, *Biol. Rev.*, 32, 148—177.
Trager W., Subharow Y., 1938. The chemical nature of the growth factors required by mosquito larvae, *Biol. Bull.*, 75, 75.
Trapman W., 1923. Die Malpighischengefässe von *Apis mellifica*, *Arch. Bienenk.*, 5, 204—212.
Ulmann, 1932. Ueber die Einwirkung der Fermente einiger wirbellosen auf polymere Kohlenhydrate, *Z. vergl. Physiol.*, 17, 520.
Vaternahm T., 1924. Ernährung und Verdauung unserer einheimischen *Geotrupes* arten, *Z. wiss. Insekt. Biol.*, 19, 20—27.
Verrier M. L., Löw F., 1938. Recherches sur les galles de *Pemphigus* sur *Pistacia terebinthus*, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 72, 494—507.
Verrier M. L., Löw F., 1938. Recherches sur la composition des galles de *Pistacia terebinthus*, *C. R. Soc. Biol.*, 127, 1401—1403.
Vignon P., 1901. Recherches de cytologie générale. Sur les épitheliums l'appareil pariétal protecteur ou moteur. Le role de la coordination biologique, *Arch. Zool.*, 9, 371—715.
Vogel B., 1931. Ueber die Beziehungen zwischen Süssgeschmack und Nährwert von Zuckern und Zuckeralkoholen bei der Honigbiene, *Z. vergl. Physiol.*, 14, 273—347.
Voinov D. N., 1898. Recherches physiologiques sur l'appareil digestif et le tissu adipeux des larves des Odonates, *Bull. Soc. Sc. Bucarest*, 7, 473—483.
Weber H., 1930. Biologie der Hemipteren, Weber, Berlin.
Werner E., 1926. Die Ernährung der Larve von *Potosia cuprea*, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 6, 150—206.
Whitcomb W., Wilson H. F., 1929. Mechanics of digestion of pollen by the adult honeybee and the relation of undigested parts to dysentery of bees, *Agric. exp. St., Univ. Wisconsin. Res. Bull.*, 92, 27.
Wiedmann J. F., 1930. Die cellulose Verdauung bei Lamellicornierlarven, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 19, 229—258.
Wigglesworth V. B., 1927. Digestion in the cockroach, *Biochem. J.*, 21, 791—811.
Wigglesworth V. B., 1927. *Biochem. J.*, 22, 150—161.
Wigglesworth V. B., 1929. Digestion in the tse-tese fly: a study of structure and function, *Parasitology*, 21, 288—321.
Wigglesworth V. B., 1930. The formation of peritrophic membrans in Insects with special reference to the larva of mosquito, *Q. J. microsc. Sc.*, 73, 593—616.
Wigglesworth V. B., 1930. *Bull. entom Res.*, 20, 403—406.
Wigglesworth V. B., 1936. *Parasitology*, 28, 284—289.
Wigglesworth V. B., 1939. The principles of insect physiology, Methuen, London.
Wollmann E., 1919. Élevage aseptique des larves de la mouche à viande (*Calliphora vomitoria*) en milieu stérilisé à haute température, *C. R. Soc. Biol.*, 82, 593—594.
Wollmann E., 1919. Larves de mouches (*Calliphora vomitoria*) et vitamines, *C. R. Soc. Biol.*, 82, 1208—1210.
Wollmann E., 1936. *Ann. Inst. Pasteur*, 36, 784—788.
Woodhill A. L., 1936. Observations and experiments on *Aëdes concolor*, *Bull. entom. Res.*, 27, 633.
Yamafuji K., Hiraiwa Soto, 1936. Die Amylaseaktivität als Rassenmerkmal bei den Seidenraupe, *Biochem. Z.*, 229—231.
Yamafuji K., Yonezawa Y., 1935. *Bull. Agric. Chem. Soc. Japan*, 11, 14—16.
Yeager J. F., 1931. Observations on crop and gizaard movements in the cockroach *Periplaneta fuliginosa*, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 24, 738—745.
Yeager J. F., 1941. Histochemical detection of glycogen in blood cells of the southern armyworm, *Prodenia eridania*, and in other tissues, especially midgut epithelium, *J. Agr. Res.*, 63, 247—308.
Yorke W., Macfie J. W. S., 1924. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 18, 1903—1908.

Глава IV

ВЫДЕЛЕНИЕ

У насекомых имеются органы выделения двух типов: органы, выполняющие функцию выделения в собственном смысле слова (мальпигиевы сосуды, кишка, губные почки *Thysanura*), и почки накопления (клетки жирового тела).

МАЛЬПИГИЕВЫ СОСУДЫ

РАЗМЕР, ЧИСЛО И ФОРМА

Число мальпигиевых сосудов сильно варьирует: у червецов—2, у некоторых прямокрылых и пчелы—150 и даже больше. Размер сосудов также крайне различен у разных видов. Если мальпигиевых сосудов много, они обычно очень коротки, и, наоборот, если мальпигиевых сосудов мало, длина их может намного превышать длину тела насекомого. В последнем случае сосуды образуют сложные петли, форма которых у данного вида насекомых обычно постоянна (Сиродо, 1858). Иногда между отдельными мальпигиевыми сосудами образуются анастомозы. Наконец, часто у одного и того же насекомого имеются различные типы мальпигиевых сосудов, выделяющих, повидимому, разные вещества. Так, например, у сверчков некоторые сосуды имеют желтую, другие—белую окраску. У *Gryllotalpa* индиго-кармин выделяется лишь желтыми мальпигиевыми сосудами (Кено, 1895). В одном и том же мальпигиевом сосуде иногда также наблюдаются специализированные участки, часто имеющие разное гистологическое строение (нимфы поденки *Heptagenia*, личинки плавунца *Dytiscus*—Блунк, 1924; Маршалл, 1927).

Впадение мальпигиевых сосудов в кишечник. Мальпигиевы сосуды открываются в среднюю кишку, часто впереди пилорического клапана (жуки *Necrophorus*, *Gnaptor*—Горка, 1914) или перед задним имагинальным кольцом (*Muscidae*—Перец, 1902). Часто в месте впадения мальпигиевых сосудов в кишку имеются особые анатомические образования, которые мы подробно описывать не будем; так, у *Stenopelmatus* (*Tettigoniidae*) эти сосуды открываются в 6 мочеточников, гистологическое строение которых такое же, как и у средней кишки; от задней кишки мочеточники отделены специальным клапаном (Девис, 1927). Иногда секрет мальпигиевых сосудов выделяется в заднюю кишку (*Cetonia*, многие гусеницы—Борда, 1917). Наконец, у *Galerucella* 2 сосуда открываются в среднюю кишку, а 4 задних, сливаясь в общий ствол, впадают в заднюю кишку (Геймонс и Люман, 1933).

ПОЛОЖЕНИЕ МАЛЬПИГИЕВЫХ СОСУДОВ В ПОЛОСТИ ТЕЛА И ИХ СВЯЗЬ С ПРЯМОЙ КИШКОЙ

Мальпигиевы сосуды обычно «плавают» в полости тела; иногда они через остиолы проникают внутрь сердца (Ковалевский, 1894). У многих чешуекрылых и жесткокрылых они различным образом соединяются со стенкой

прямой кишки, образуя *криптонефридии*; в этих случаях мальпигиевы сосуды либо окружают прямую кишку в виде муфты (*Tenelrio*), либо образуют плотную массу, присоединенную к одной стороне прямой кишки (*Anthrenus* и *Gnaptor*—Горка, 1914; Мёбус, 1897). Иногда наблюдается соединение с прямой кишкой лишь одного дистального (*Myrmeleon*—Лозинский, 1911) или одного проксимального конца сосуда (*Homoptera*—Лисан, 1912), тогда как средняя его часть свободно лежит в полости тела. Отдельные детали строения мальпигиевых сосудов чрезвычайно многообразны. О физиологическом значении криптонефридиев высказывалось много различных соображений. Возможно, что у гусениц эта часть мальпигиевых сосудов служит для удаления некоторых ядовитых продуктов обмена веществ до их проникновения в кровь; однако более вероятно, что она принимает участие во всасывании воды из экскрементов (Полл, 1938). У мучного хрущака (*Tenebrio molitor*) криптонефридии с одной стороны тесно связаны с прямой кишкой, а с другой—отделены от полости тела тонкой мембраной. В местах соприкосновения этой мембраны с мальпигиевыми сосудами имеются специальные клетки с крупными ядрами (*Blaps*, *Bruchus*, *Tenebrio*—Полл, 1934; Коне, 1934). То обстоятельство, что криптонефридии не встречаются у водяных насекомых (их нет даже у личинок жука *Donacia*, живущих в воде, тогда как у других *Donaciidae*, ведущих наземный образ жизни, они имеются), казалось бы, говорит в пользу предположения, что криптонефридии служат для реабсорбции воды. Однако пока не ясно, поступает ли жидкость из мальпигиевых сосудов в полость тела или наоборот. Индиго-кармин и другие красители, введенные в полость тела хрущака *Tenebrio*, можно обнаружить в зоне криптонефридиев (Полл). Разрешить этот физиологический вопрос без дополнительных экспериментальных данных на основании лишь морфологических особенностей этих органов крайне затруднительно.

ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ МАЛЬПИГИЕВЫХ СОСУДОВ

Наружный слой трубки мальпигиевых сосудов состоит из поперечнополосатых мышц, часто сильнее развитых у места впадения трубок в кишку; иногда мышцы имеются только в этом участке (*Rhodnius*—Уигглсуорз, 1931). Часто наблюдающиеся червеобразные и перистальтические движения мальпигиевых сосудов обусловливаются сокращением этих мышц; даже в том случае, когда исчерченность последних слабо заметна, их физиологические реакции характерны для поперечнополосатой мускулатуры (Пальм, 1946). Под мышечным слоем расположена базальная мембрана (на которую слабо действуют разведенные щелочи), а на внутренней ее поверхности лежат крупные (эпителиальные) клетки, обычно образующие один слой. Каждая клетка окаймляет половину или две трети диаметра мальпигиева сосуда. Протоплазма этих клеток большей частью бесцветна, но заполнена различными включениями и преломляющими свет кристаллоидами. Клетки образуют многочисленные отростки, направленные в просвет мальпигиевых сосудов (*Melolontha*, *Sphingidae*—Эренберг, 1914; Габарская, 1929), или же протоплазма их пронизана тонкими канальцами, проходящими от канала сосуда к ядру (*Tettigonia*—Лисан, 1912). Внутренняя часть эпителиальных клеток, обращенная в просвет сосуда, представляет собой либо типичный ресничный слой[1], либо палочковидную исчерченность. Иногда эти два рода образований трудно отличить друг от друга (Крюгер, 1926; Истхэм, 1925; Девис, 1927 и др.). Поверхность слоя эпителиальных клеток весьма значительна; у *Periplaneta* имеется 60 мальпигиевых сосудов, общая поверхность

[1] Ресничного эпителия в собственном смысле слова у насекомых не бывает.— *Прим. ред.*

которых равна 132 000 *мм*², т. е. 412 *мм*² на 1 *г* веса насекомого; у крупной бабочки *Gastropacha rubi*, имеющей лишь 6 мальпигиевых сосудов, их общая поверхность составляет 209 000 *мм*², т. е. 500 *мм*² на 1 *г* веса (Шиндлер, 1878; Сиродо, 1858).

ГИСТОФИЗИОЛОГИЯ МАЛЬПИГИЕВЫХ СОСУДОВ И ВЫДЕЛЕНИЕ КРАСИТЕЛЕЙ

Описываемые в литературе гистологические картины секреторной деятельности мальпигиевых сосудов часто являются артефактами. В их эпителии наблюдаются изменения даже при погружении в так называемые *физиологические жидкости*. Это объясняется тем, что эпителий выделительных органов насекомых—мальпигиевых сосудов или почек—весьма чувствителен к малейшим изменениям осмотического давления. Поэтому для наблюдений над этим эпителием невозможно использовать солевые растворы с точкой замерзания около —0,78°, в которых прекрасно сохраняются почки позвоночных. Секрет, выделяемый мальпигиевыми сосудами, обычно жидкий, хотя в нем через некоторое время наблюдается появление различных отложений, возможно, благодаря вторичному всасыванию воды. Пока не ясно, выполняют ли функцию секретирования и всасывания одни и те же клетки или имеются специализированные группы их. Известно лишь, что среди клеток мальпигиевых сосудов наблюдается полиморфизм. Так, у *Ptychoptera* можно различить два типа клеток—пигментированные и лишенные пигмента. Последние менее многочисленны и не имеют палочкового слоя; подобный полиморфизм встречается и у комара *Anopheles*, у гусениц *Galleria* и у жука *Dromius* (Миссироли, 1927; Метальников, 1908; Шиндлер, 1878). В эпителиальных клетках клопа *Rhodnius* разделение функций сопровождается гистологической специализацией. Отложение мочевой кислоты происходит лишь в нижней трети каждого мальпигиева сосуда. Две верхние трети сосуда содержат только жидкие выделения; они покрыты эпителием с палочковым слоем, тогда как эпителий нижней трети имеет реснички. Физиологическая активность нижнего участка сосуда сопровождается морфологическими изменениями слоя ресничек, которые сначала удлиняются, заполняя весь просвет сосуда, а затем втягиваются (Уигглсуорз). Ниже мы рассмотрим физиологию отдельных участков мальпигиевых сосудов. Наличие *секреторной полярности* в этих сосудах можно легко установить, впрыскивая 0,3-процентный раствор туши в просвет трубок жука носорога (*Oryctes nasicornis*); клетки мальпигиевых сосудов сразу же поглощают частицы туши, чего не наблюдается при впрыскивании последней в гемолимфу. При введении трипанового синего в полость сосуда никакого атроцитоза не происходит, но он наступает при введении красителя в гемолимфу (Жерар, 1942).

Кроме того, разные красители поглощаются различными участками мальпигиевых сосудов, следовательно, имеются *градиенты выделения красителей*. При впрыскивании таракану *Periplaneta* бензилфиолетового-5-BN наблюдается усиление атроцитоза от верхней части сосуда к нижней с максимумом в средней его части. Затем около места впадения мальпигиевого сосуда в кишку интенсивность атроцитоза быстро падает. У *Forficula auricularia*, наоборот, максимальный атроцитоз наблюдается у места впадения сосуда в кишку, а на расстоянии нескольких миллиметров от него явление это сразу прекращается. Для основных красителей градиент иной, чем для кислых. И, наконец, для метахроматических основных красителей, таких, как яркий крезиловый синий, также существует особый градиент. У *Periplaneta orientalis* и *Forficula auricularia* абсорбированные гранулы дают нормальную окраску в дистальном и среднем участках сосуда и красное метахроматическое окрашивание в проксимальном его конце. Возможно, что

метахромазия зависит от наличия в клетках серных эфиров с большим молекулярным весом (Лизон, 1938). Отметим, что восстанавливающая способность мальпигиевых сосудов очень высока и синее индиго в них быстро обесцвечивается (Кено, 1896).

ПЕРИСТАЛЬТИЧЕСКИЕ ДВИЖЕНИЯ МАЛЬПИГИЕВЫХ СОСУДОВ

Червеобразные движения мальпигиевых сосудов, наблюдавшиеся многими авторами, обусловливаются сокращением их мышечной оболочки. Это можно доказать путем исследования гистологических срезов мальпигиевых сосудов, на которых обнаруживается отсутствие нервных клеток, и путем обработки фармакологическими препаратами, влияющими на мышцы (ацетилхолин, вератрин, строфантин). Механическое раздражение вызывает сокращения лишь в том случае, если его приложить на уровне ядра мышечной клетки. Регуляция сокращений также чисто мышечной природы и не зависит от нервной системы; это показывают движения изолированных фрагментов мальпигиевых сосудов, а также тот факт, что яды, отравляющие нервную систему (кураре, кокаин, хлороформ, ДДТ), не влияют на перистальтические движения. Перистальтические движения заставляют выделенные вещества передвигаться по направлению к кишке; иногда благодаря антиперистальтическим движениям эти вещества перемешиваются (Пальм, 1946).

ЛИНЬКА И МАЛЬПИГИЕВЫ СОСУДЫ

Во время метаморфоза и линьки мальпигиевы сосуды в изобилии выделяют жидкость, поступающую в пространство между старой и новой кутикулой; эта жидкость смешивается с жидкостью линьки и, быть может, снова поглощается через рот. Перед линькой мальпигиевы сосуды наполняются отложениями солей мочевой и щавелевой кислот; после линьки подобных отложений в них не наблюдается.

У многих чешуекрылых участки мальпигиевых сосудов, прилегающие к прямой кишке, при линьке дегенерируют, тогда как участки, расположенные дальше от нее, сохраняются, растут и после обновления эпителия образуют мальпигиевы сосуды взрослого насекомого. Интерстициальные эмбриональные клетки, расположенные у основания сосудов, повидимому, не принимают никакого участия в их образовании (Хенсон, 1932—1937). У двукрылых и жесткокрылых при линьке не наблюдается особых изменений в строении мальпигиевых сосудов. У перепончатокрылых четыре мальпигиевых сосуда личинки полностью резорбируются при гистолизе в период окукливания и затем вырастают вновь из пальцевидных отростков, расположенных на месте перехода средней кишки в заднюю. У *Nasonia* мальпигиевы сосуды впервые развиваются лишь в фазе куколки (Тигс, 1922; Борда, 1914).

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ МАЛЬПИГИЕВЫХ СОСУДОВ

Мы уже отмечали, что мальпигиевы сосуды могут секретировать некоторые ферменты и, таким образом, принимать участие в процессе пищеварения. Передвижению ольхового листоеда *Agelastica alni* способствуют клейкие выделения мальпигиевых сосудов (Брасс, 1914). У других хризомелид мальпигиевы сосуды выделяют клейкое вещество, склеивающее яйца этих насекомых (Геймонс и Люман, 1933). Вязкое вещество, придающее стойкость «кукушкиным слюнкам» пенниц, частично выделяется кишкой, частично средним сегментом мальпигиевых сосудов (Лисан, 1912).

Выделение шелка. Шелк выделяется мальпигиевыми сосудами личинок *Chrysopa* 2-й стадии развития. Передний участок их мальпигиевых сосудов

сильно утолщен (особенно в момент плетения кокона), тогда как задний состоит из нормальных клеток (Мак-Дэнноф; 1909). Мальпигиевы сосуды *Phytonomus* (Лебедев, 1914), *Lebia scapularis* (Сильвестри, 1904), *Niptus* (Маркус, 1930) и личинок *Myrmeleon* (Лозинский, 1911) также выделяют шелк.

Выделение ферментов. Мальпигиевы сосуды жужелиц и прямокрылых содержат дипептидазы (Шлоттке, 1937), но так как эти ферменты находятся главным образом внутри клеток, то не ясно, принимают ли они участие в процессах кишечного пищеварения. Мальпигиевы сосуды содержат также *фосфатазы*, которые особенно обильны у взрослых чешуекрылых, питающихся редко или не питающихся совсем. Эти фосфатазы, повидимому, не принимают участия в пищеварении. Однако, так как у взрослых чешуекрылых во время периода интенсивного размножения, предшествующего смерти, потребляется имеющийся в организме фосфор, то возможно, что фосфатазы помогают освобождению и использованию запасов фосфора (Дрилон и Бюснель, 1945).

Выделение извести. В мальпигиевых сосудах часто встречается известь в виде молочно-белой суспензии аморфных гранул, имеющих 3,5 μ в диаметре; гранулы эти растворяются в кислотах, причем остаются мелкие крупинки, представляющие собой, без сомнения, органические ядра (Кейлин, 1921; Пантель, 1914). Эти гранулы иногда превращаются в крупные *калькосфериты*, встречающиеся лишь в определенных участках мальпигиевых сосудов: у *Syrphidae* и *Stratyomyidae* они находятся в дистальной половине двух (из четырех) мальпигиевых сосудов (Крюгер, 1926), у многих двукрылых—в дистальной половине двух передних сосудов (*Drosophila* и *Calliphora*—Истхэм, 1925). На уровне известковых включений эпителий утончен и отсутствует палочковый слой. Подобные отложения часто локализуются лишь в определенных мальпигиевых сосудах: в задних сосудах у палочников (де Синети, 1901), в четырех длинных (в двух коротких они отсутствуют) сосудах у личинок *Cerambyx* (Мэйе, 1896). У одного из австралийских видов *Ptyelus*, живущего на эвкалипте, сок которого особенно богат известью, из подобных отложений образуется особая спиральная раковина (Рейтте, 1884). Личинки *Cerambyx* выделяют через рот известь, поступающую из мальпигиевых сосудов, и пропитывают ею крышку своей трубочки (Мэйе, 1896). Наконец, у палочников известь накапливается в мальпигиевых сосудах, затем снова поглощается кровью и откладывается в хорионе яйца (де Синети, 1900; Уигглсуорз).

ГУБНЫЕ ПОЧКИ

Мальпигиевы сосуды отсутствуют у *Collembola*, у *Japyx* (*Thysanura*), а также у тлей. О выделительных органах тлей имеется очень мало сведений. У *Collembola* и *Thysanura* в головном участке тела расположено несколько пар выделительных желез. Они представляют собой трубчатые железы, открывающиеся общим стволом у основания нижней губы, возможно, аналогичны нефридиям других групп животных (Брунтц, 1908; Филипченко, 1907) и очень сходны с антеннальными железами ракообразных. Трубчатые железы состоят из *мешочка*, стенки которого выстланы плоским эпителием, и переходят в извитую трубочку, или *лабиринт*. Клетки стенок последнего подобны клеткам мальпигиевых сосудов. В лабиринт впадает железистый придаток. Аммиачный кармин выделяется мешочком, из которого он поступает в лабиринт; в клетках последнего краситель восстанавливается в бесцветную форму, а затем отлагается в просвете трубки в виде синих кристаллов (Брунтц, 1908); тот же процесс происходит и в мальпигиевых сосудах. Сходные явления наблюдаются в зеленой железе ракообразных.

КИШЕЧНИК КАК ОРГАН ВЫДЕЛЕНИЯ

Уже давно отмечали, что в средней кишке *Gnaptor*, *Necrophorus* (Горка, 1914) и *Antherea pernyi* (Лейферт, 1935) имеется мочевая кислота; в кишке гусениц тутового шелкопряда она отсутствует. Роль кишечника в процессе выделения у *Periplaneta* и тлей (процесс выделения у последних особенно плохо изучен вследствие отсутствия у них мальпигиевых сосудов) исследовали при помощи оригинальной методики: в полость тела этих насекомых вводили флуоресцирующие вещества и затем прослеживали их выделение при помощи флуоресцентного микроскопа (Герш, 1942). Флуоресцеин, введенный в полость тела тлей, выделялся *ректальными железами*. Если же флуоресцеин вводили в ткани растения, которым питалось насекомое, то это вещество проникало через пищевод в полость тела, а затем выводилось из последней ректальными железами. Основные красители, как, например, сульфат берберина и корифосфин, не достигают ректальных желез и отлагаются в различных тканях насекомого. Смертельная или почти смертельная доза наркотиков приводит к диффузному распределению красителя внутри организма. У таракана *Blatta* флуоресцеин выделяется главным образом средней кишкой, особенно при введении его в очень слабой концентрации ($1:10^6$). Мальпигиевы сосуды начинают выделять краситель лишь при введении его в более сильных концентрациях, но и в этом случае не все трубки становятся флуоресцирующими, и, следовательно, флуоресцеин выделяют лишь некоторые из них.

В средней и в слепой кишке *Machilis maritima* (*Thysanura*) имеются дивертикулы с бесцветными гранулами, поглощающими некоторые красители; для того чтобы произошло поглощение, необходимо (но недостаточно), чтобы красители обладали способностью к диализу. Однако не все диализирующиеся красители фиксируются: наиболее легко диффундирующие выводятся из организма (Лизон, 1939).

ЭКСКРЕТЫ

Экскреты насекомых имеют более или менее жидкую консистенцию в зависимости от количества воды, поглощенного с пищей. Мухи цеце (*Glossina*) в течение первого часа после еды выделяют в экскретах 43% объема поглощенной жидкости (Лестер и Ллойд, 1924), а клоп *Rhodnius* может выделить количество экскретов, равное весу его тела, и отдавать при этом 75% воды, содержащейся в поглощенной им крови (Уигглсуорз, 1931). У комаров экскреты обычно жидкие; если же этих насекомых поить соленой водой, то их мальпигиевы сосуды наполняются твердыми отложениями (Уигглсуорз, 1931). В противоположность этому у клопов *Rhodnius* и *Cimex*, которые могут в течение многих недель жить без воды, экскреты образуют сухую порошкообразную массу. Меконий чешуекрылых, выделяемый после линьки, имеет также полужидкую консистенцию. Само собой разумеется, что у хрущака *Tenebrio*, питающегося веществами, очень бедными водой, регуляция водного обмена весьма совершенна и экскреты очень сухие; однако выделения его мальпигиевых сосудов жидкие и экскреты обезвоживаются лишь при прохождении через заднюю кишку (Уигглсуорз, 1931).

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ЭКСКРЕТОВ

Осмотическое давление секрета мальпигиевых сосудов у клопа *Rhodnius* после еды несколько выше, чем осмотическое давление поглощенной крови; оно соответствует давлению 1-процентного раствора NaCl. Через 24 часа после еды давление этого секрета повышается, соответствуя давлению 1,7- и даже 2,2-процентного раствора NaCl, а через 48 час. их

осмотическое давление может подняться еще выше. Содержимое мальпигиевых сосудов имеет различное pH; оно дает либо щелочную (*Galleria*, *Gnaptor*— Метальников, 1908; Эренберг, 1914; Горка, 1914), либо кислую реакцию (личинки *Psychoda*, *Chironomus*—Крозье, 1924). Меконий *Deilephila* имеет pH 5,8—6,3 (Геллер и Аремовна, 1932). У только что насосавшегося кровью клопа *Rhodnius* выделения мальпигиевых сосудов имеют pH 7,8—8,0; затем кислотность их возрастает до pH 6,0.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЭКСКРЕТОВ

Аммиак. Свободный *аммиак* играет важную роль лишь в кишечнике двукрылых: личинки *Calliphora* и *Lucilia* (Вейнланд, 1909), личинки *Phormia* в период метаморфоза (Хичкок и Хауб, 1941) и личинки *Tipula*; у последних аммиак выделяется в газообразном виде. Частично этот газ может выделяться в результате процессов брожения, вызываемых бактериями, но его обнаруживают также и у личинок, выращиваемых в асептических условиях (Хобсон, 1932). Интересно отметить, что у *Lucilia*, *Calliphora* и *Wohlfartia* отношение между количеством выделенного аммиака и увеличением веса тела весьма сходно; это наводит на мысль, что для образования участка ткани определенного веса необходимо дезаминирование определенного количества белков пищи (Браун, 1938). У личинок этих насекомых аммиак, образующийся в процессе диссимиляции, выделяется средней кишкой в гемоцель; оттуда он извлекается мальпигиевыми сосудами и выводится в заднюю кишку. После всасывания воды концентрация аммиака в задней кишке сильно возрастает, превышая в 500 раз концентрацию его в передней и средней кишке, жировом теле, кожных покровах и гемолимфе (Леннокс, 1940). У голодающих личинок и у взрослых насекомых аммиак не обнаружен (Браун, 1936). Голодающие личинки выделяют аллантоин (см. ниже).

Аммиачные соли. Аммиачные соли часто встречаются в экскретах насекомых, хотя и не в таком обилии, как мочевая кислота. Слабо щелочная реакция экскретов *Lucilia*, содержащих значительное количество аммиака, заставляет предполагать, что это основание содержится в них главным образом в связанной форме, возможно, в виде бикарбонатов, содержащих избыток HCO_3 по отношению к NH_3. Группа HCO_3, возможно, заимствуется у оснований, освобождающихся при превращении HPO_4 в H_2PO_4 в солевых компонентах пищи (Браун, 1938). В меконие *Lucilia* отношение аммиачного азота к азоту мочевой кислоты равно 14,5%, тогда как у *Deilephila* оно составляет всего 9,5%. У моли *Tinea pellionella* азот экскретов распределяется между аммиачными солями (10,2%) и мочевой кислотой (47,3%) (Холланд, 1926). У *Melanoplus* на 1 *г* экскретов приходится 0,6—0,7 *мг* аммиака и 10,6—15,6 *мг* мочевой кислоты (Браун, 1936); у саранчи *Schistocerca* 2 *мг* NH_3 приходится на 23 *мг* мочевой кислоты (Шовен, 1941). Наконец, меконий бражников *Attacus pernyi*, *Sphinx ligustri* и *Saturnia pyri* содержит соответственно 0,60, 0,30 и 1,20% аммиачных солей (Дрилон, 1931).

Мочевина. Мочевина выделяется у насекомых лишь в малых количествах. В меконие трех упомянутых выше видов бражников были обнаружены лишь ее следы; имеются данные, что в экскретах *Tineola* содержится 0,4—28,0% мочевой кислоты (Холланд и Кордебар, 1926), но методика определений, примененная этими авторами, вызывает сомнения. У *Melanoplus* было обнаружено 3,34 *мг* мочевины на 1 *г* экскретов (Браун); однако эти данные не представляют интереса для физиолога, так как они были получены при анализе смеси экскретов саранчевых, находившихся на разных стадиях развития. При изучении отдельных стадий развития *Schistocerca gregaria*

было обнаружено, что у личинок и половозрелых форм имеются лишь следы мочевины, заметные количества (5 *мг/г*) последней выделяются только у неполовозрелых взрослых форм, и при наступлении половой зрелости мочевина почти полностью исчезает (Шовен, 1941). Мочевина была обнаружена также в кашице из растертых *Lucilia*, но в весьма малом количестве; вероятно, она представляет собой лишь промежуточный продукт, образующийся при синтезе мочевой кислоты. В экскретах *Lucilia*, выращенных в асептических условиях, мочевина отсутствует, причем это нельзя объяснить ее гидролизом уреазой, так как этот фермент в экскретах *Lucilia* не обнаружен (Браун).

Мочевая кислота и аллантоин. У насекомых азот выделяется в основном в виде мочевой кислоты. Это соединение содержит меньше водорода, чем другие азотистые компоненты экскретов, и потому при его выделении расходуется очень мало воды; эта особенность крайне благоприятна для куколок, которые не имеют возможности пополнить свой запас воды. Экскреты *Tineola* содержат 28% мочевой кислоты, кобылки *Melanoplus*—3,2—4,7% и бражников *Attacus*, *Saturnia* и *Sphinx*—23—26%. У гусеницы тутового шелкопряда до 85,8% азота выделяется в форме мочевой кислоты (Фаркас, 1909); экскреты голодавшего хрущака *Tenebrio* содержат около 50% мочевой кислоты (Уигглсуорз, 1932). У *Deilephila* содержание мочевой кислоты в меконие ниже, чем у трех упомянутых бражников: оно достигает лишь 5,5% (Геллер и Аремовна, 1932). Наконец, у *Rhodnius* 64—84% экскретов, выделяемых в виде желтого порошка, состоят из мочевой кислоты. Это насекомое, весящее меньше 100 *мг*, в течение 1—2 недель после еды выделяет 0,5—0,6 *мг* мочевой кислоты в день (Уигглсуорз, 1932). В начале голодания мочевая кислота обнаруживается в мальпигиевых сосудах *Rhodnius* в растворенном виде, но затем воды становится все меньше и мочевая кислота выкристаллизовывается в виде крупных сферитов в просвете трубок. Эти сфериты диаметром 1—60 μ (в среднем 3—4 μ) представляют собой кристаллы мочевой кислоты и различных уратов. У *Rhodnius* мочевая кислота имеется в свободном виде. В меконие *Deilephila* 50% общего количества мочевой кислоты содержится в свободном состоянии, 50%—в виде моноурата калия (Геллер, 1938). У *Tinea pellionella* мочевая кислота выделяется, повидимому, в виде моноурата аммония (Шульц, 1925), в меконие *Osmia*—в виде урата кальция (Маршаль, 1890), а у большинства насекомых—в виде уратов натрия и калия. Интересно было бы исследовать, повышается ли у насекомых выделение мочевой кислоты после поглощения пищи, богатой пуринами, что наблюдается у позвоночных.

Механизм образования отложений мочевой кислоты у Rhodnius. Мы уже упоминали, что у *Rhodnius* мочевая кислота отлагается лишь в нижней трети мальпигиевых сосудов. Этот участок выполняет, повидимому, функцию реабсорбции, так как при впрыскивании насекомому нейтрального красного краситель реабсорбировался только в этом участке. Если через некоторое время после принятия насекомым пищи наложить две лигатуры на нижний отдел мальпигиева сосуда, из которого ток выделений удалил все отложения, то можно наблюдать появление новых отложений над верхней лигатурой; отрезок сосуда, находящийся между двумя лигатурами, не расширяется, что должно было бы иметь место, если бы в нем происходило выделение. Возможно, что отложение мочевой кислоты происходит иначе. Известно, что реакция содержимого верхнего участка мальпигиевых сосудов слегка щелочная (pH 7,2), а нижнего—кислая (pH 6,6). Мочевая кислота выделяется, повидимому, в виде довольно хорошо растворимых моноуратов натрия или калия; в нижнем участке сосуда, где, без сомнения, имеется угольная кислота, образуется бикарбонат калия и осаждается мочевая кислота. Углекислый

калий реабсорбируется, соединяется в гемоцеле с мочевой кислотой, образуя моноурат калия, и цикл начинается снова. Таким образом, мочевая кислота гемолимфы постепенно переходит в просвет верхнего, а затем нижнего участка мальпигиева сосуда. Реабсорбция заканчивается в концевых ампулах и в прямой кишке (Уигглсуорз, 1931).

Аллантоин. У двукрылых мочевая кислота скопляется в тканях личинок, выделяющих только аллантоин. Куколки не образуют мочевой кислоты, а лишь аллантоин; взрослые насекомые выделяют оба эти вещества (Браун, 1938). Следы аллантоина обнаружены у *Rhodnius* (Уигглсуорз, 1931); значительное количество этого вещества было выделено из крыльев белянок *Pieridae* (Шопф, Коттлер и Рейхерт, 1939). В меконие бражника *Attacus pernyi* аллантоин не обнаружен, хотя его образование можно наблюдать in vitro (см. ниже) при самопереваривании тканей этого насекомого; при этом небольшое количество его обнаруживают во всех тканях, кроме мальпигиевых сосудов (Лейферт, 1935).

Другие азотные соединения. Гуанин у насекомых отсутствует, так как он разлагается под действием специфических ферментов (см. ниже). В их экскретах не обнаружено также *креатина* и *креатинина*, за исключением *Lucilia*, у которой эти вещества являются нормальными компонентами тканей и экскретов. Во всяком случае, если эти вещества добавлять к пище, они ведут себя как физиологически инертные и, повидимому, не принимают участия в обмене (Браун). Было бы интересно попытаться их обнаружить у насекомых во время мышечной работы и при голодании; в подобных условиях у позвоночных в моче появляется значительное количество креатина. Наконец, в экскретах насекомых не обнаружен *бетаин*, часто наблюдающийся в экскретах других животных (Флоркен, 1942).

На основании микроскопических наблюдений, не подтвержденных химическим анализом, был сделан вывод о наличии в мальпигиевых сосудах *аминокислот*, таких, как лейцин (де Синети, 1900). В меконие бражников *Attacus pernyi*, *Saturnia pyri* и *Sphinx ligustri* (Куртуа, 1939) было обнаружено 3,1, 2,7 и 2,9% аминного азота, а в экскретах *Melanoplus*—3,5% (Браун). Выделения *Rhodnius* (Уигглсуорз, 1931) и плавунца (Дрилон и Бюснель, 1943), повидимому, также содержат известное количество аминного азота. Напомним, что при анализе лучше удалять белки трихлоруксусной кислотой, так как бо́льшую часть аминокислот насекомых составляют моноаминокислоты (табл. 27).

РОЛЬ ФЕРМЕНТОВ В РАСПАДЕ БЕЛКОВ И НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ

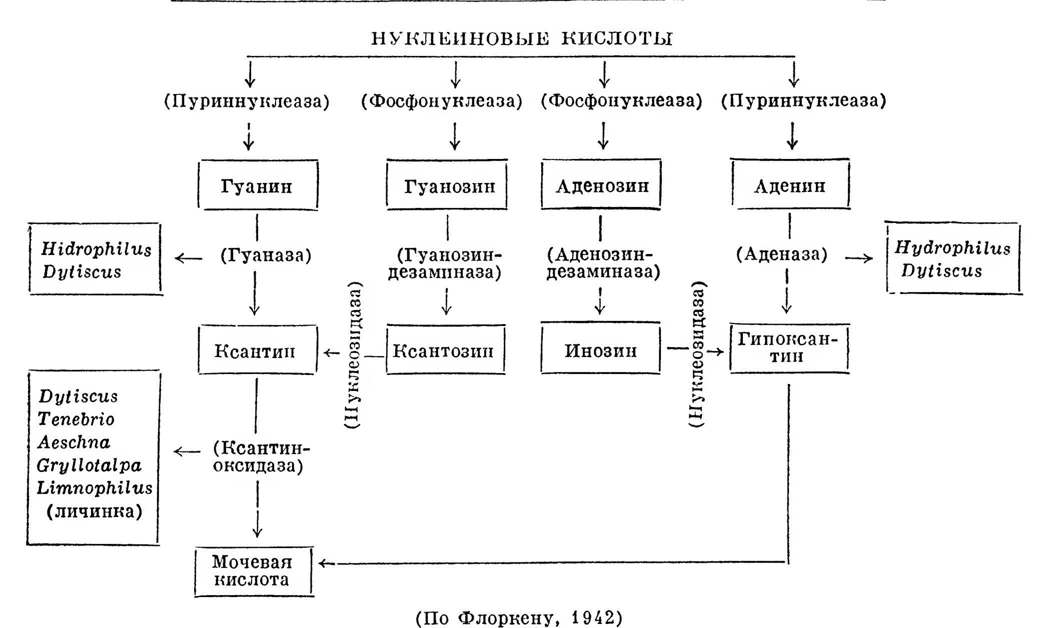
Начальные стадии распада. О начальных стадиях распада нуклеиновых кислот еще ничего не известно; у насекомых пока не удалось обнаружить ни *пуриннуклеазу*, ни *фосфонуклеазу*; имеющиеся у позвоночных *аденозиндезаминаза* и *гуанозиндезаминаза* у водолюба (*Hydrophilus*) и плавунца (*Dytiscus*) отсутствуют (Дюшато, Флоркен и Фраппе, 1942). Однако у этих двух насекомых обнаружена *аденаза*, а у плавунца, кроме того,—*гуаназа*. У личинок хрущака *Tenebrio* и стрекозы *Aeschna* имеется, кроме того, *ксантиноксидаза*. У мухи *Lucilia* не найдено ферментов, способных окислять пурины в мочевую кислоту (Браун, 1930).

У личинок двукрылых распад белков может идти более прямым путем; действительно, вытяжки из *Calliphora* содержат водорастворимую дезаминазу, наиболее активную в анаэробных условиях, способную выделять аммиак из многочисленных продуктов распада, например из пептонов. Однако, как это ни удивительно, она не действует на аминокислоты. Этот фермент,

Таблица 27

СРАВНЕНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ГЕМОЛИМФЫ И ЭКСКРЕТОВ ЖУКА ПЛАВУНЦА
(из Дрилона и Бюснеля, 1943)

	Гемолимфа	Экскреты
Молекулярная концентрация	$\Delta = -0{,}77°$	$-0{,}23°$
Хлор, ‰	1,70	0,0234
Фосфаты (в виде фосфора), ‰	0,105	0,042%
Натрий, ‰	Следы	0,039
Калий, ‰	1,25	2,10
Кальций, ‰	0,525	Следы
Общий углекислый газ (при 0° и 76 *см* рт. ст.), *см*³	49 -53	3,75—4 *г* ($NaHCO_3$, ‰)
Общий азот, ‰	3,90	1
Небелковый азот, ‰	1,75	0,92
Аминный азот, ‰	1,25	0,053
Мочевая кислота, %	0,018	0,1
Истинная гликемия, ‰	0,33	—
pH	7,0—7,1	6,78

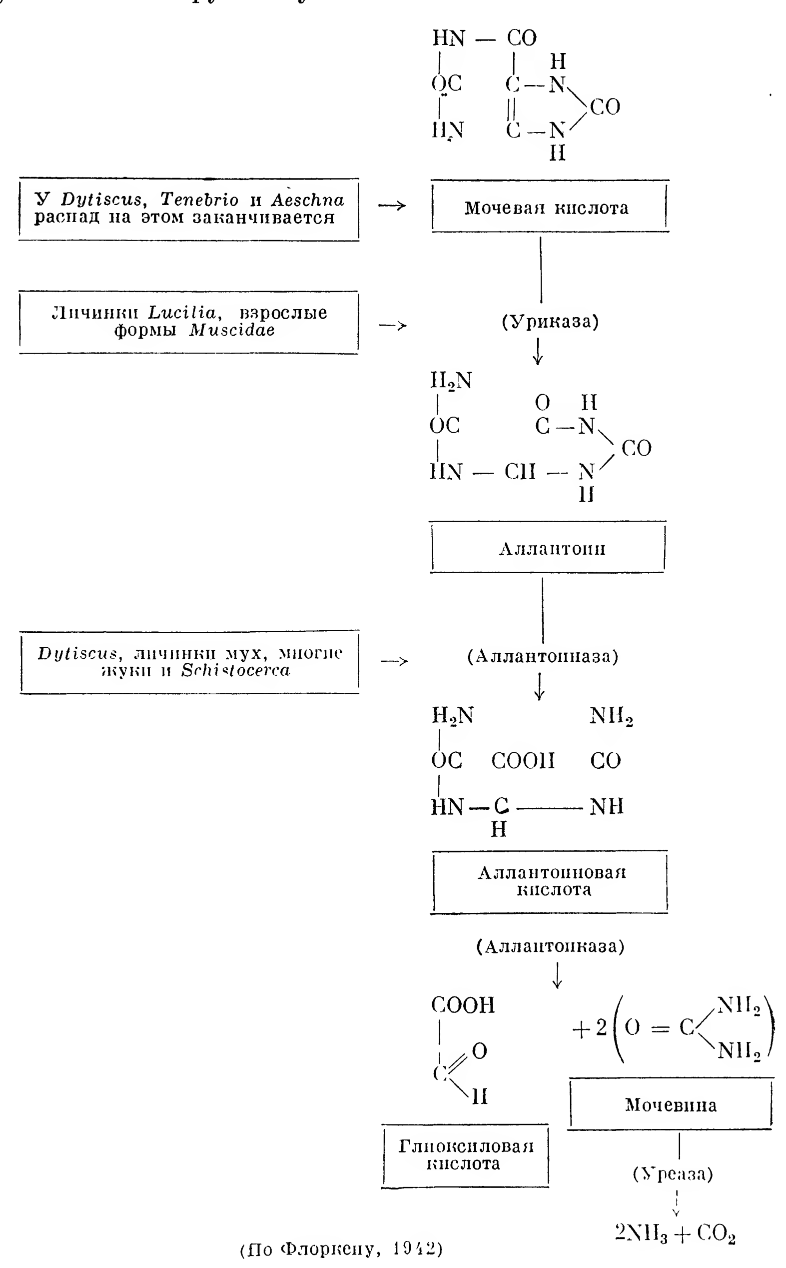


(По Флоркену, 1942)

повидимому, находится в клетках и в экскретах его не обнаруживают (Браун и Фарбер, 1936); активность фермента не связана с наличием бактерий. Гусеницы тутового шелкопряда выделяют дезаминазу более обычного типа, способную освобождать аммиак из глицина (Шинода, 1931).

Конечные стадии распада. Образование и разложение мочевой кислоты. Уриказа, окисляющая мочевую кислоту с образованием аллантоина, имеется у взрослых мух *Muscidae*, но отсутствует у таракана *Blattella*, у *Melolontha*,

у пчел и тлей (Трусковский и Чайкиновна, 1935) и у гусениц *Vanessa* и *Pieris* (Пржилецкий, 1926). Уриказа содержится также в яйцах, личинках и куколках *Lucilia*; на стадии предкуколки она внезапно исчезает (Браун, 1938). У хрущака *Tenebrio* и стрекозы *Aeschna* мочевая кислота, очевидно, представляет собой конечный продукт распада, так как у этих насекомых не обнаружено ни уриказы, ни аллантоина. Аллантоин имеется у плавунца (у которого все же распад нуклеиновых кислот останавливается на стадии образования мочевой кислоты), у личинок мух, многих жуков и саранчи *Schistocerca* (Рокко, 1936). Аллантоин, так же как и уреаза, отсутствует у *Lucilia* (Браун, 1938), однако у *Calliphora* уреаза имеется (Бэкер, 1939). Аллантоиназа ни разу не была обнаружена у насекомых.



(По Флоркену, 1942)

У дубового шелкопряда (*Antherea pernyi*) обнаружены аденин, гипоксантин и ксантин. Мочевая кислота у этого насекомого может образовываться тремя путями:

1) окисление трех перечисленных пуриновых оснований;

2) синтез из нециклических соединений (двухосновные кислоты с тремя атомами углерода) и из мочевины (как в организме птиц);

3) синтез из пиримидиновых оснований и мочевины.

Действительно, в эмульсии мочевины, малоната натрия и жирового тела через 3 часа 30 мин. при 30° образуется на 84% больше мочевой кислоты, чем в одном жировом теле. После кипячения процесс образования мочевой кислоты не происходит; он наблюдается также в присутствии кашицы из растертой средней кишки, но не мальпигиевых сосудов или мышц.

При самопереваривании тканей куколки сначала наблюдается увеличение содержания мочевой кислоты, а затем уменьшение, так как во второй фазе образуется *аллантоин*, содержание которого увеличивается при добавлении чистой мочевой кислоты. Подобное образование аллантоина путем окисления мочевой кислоты происходит лишь в жировом теле гусеницы и в тканях куколки.

Повидимому, существует антагонизм между синтезом мочевой кислоты, происходящим путем окисления пуринов, и синтезом, происходящим без процессов окисления; каждый из них достигает высокого уровня только в том случае, если другой мало интенсивен. У гусениц и куколок более интенсивен синтез, происходящий без процессов окисления.

На основании этих данных можно сделать заключение, что мальпигиевы сосуды, по крайней мере у дубового шелкопряда, выполняют главным образом функцию выделения; процессы синтеза в них очень слабы или полностью отсутствуют, тогда как в средней кишке одновременно происходят процессы синтеза и выделения. Мы уже упоминали о выделительной функции средней кишки таракана *Blatta*, исследованной при помощи флуорохромов.

ВЫДЕЛЕНИЕ СОЛЕЙ

У растительноядных гусениц, кроме кристаллов мочевой кислоты и уратов, встречаются *оксалаты* и *углекислый кальций* (Борда, 1911). Личинки двукрылых выделяют также гранулы углекислого кальция, причем могут образоваться калькосфериты диаметром 140 μ (*Acidia heraclei*—Кейлин, 1921). Мы уже упоминали о выделении соединений кальция усачом *Cerambyx*. Выделение оксалатов можно рассматривать как способ удаления либо избытка кальция, получаемого с пищей, либо ядовитых продуктов, таких, как щавелевая кислота (Пантель, 1914; Лисан, 1912).

Однако у многих растительноядных насекомых выделение углекислого кальция служит для удаления поглощенного с пищей избытка щелочи. Действительно, щелочные соединения содержатся в изобилии в тканях растений, и организм может их выделять либо в форме щелочных уратов, либо, удерживая углекислый газ, в виде углекислого кальция. Интересно отметить, что кальций обнаруживается у всех растительноядных *Agromyzidae*; у паразитического представителя этого семейства *Cryptochaetum* он отсутствует (Торпе, 1930). Правда, кальций обнаружен также у *Auchmeromyia*, питающихся кровью (Рубо, 1913), и у хищных *Limnobiidae* (Кённеман, 1924); отложения углекислого и щавелевокислого кальция часто встречаются в экскретах хищных плавунцов. Кальций может откладываться также в покровах (*Sargus*—см. главу I) или в пупариях (*Hydromyza*—Шютте, 1921). Кроме щавелевокислого и углекислого кальция, в экскретах насекомых часто встречаются фосфаты и ураты кальция (Уваров, 1928).

Когда пища богата кислыми веществами (например, соединениями серы), экскреты насекомых могут легко нейтрализоваться путем образования сернистого аммония, особенно если аммиак имеется в изобилии, что наблюдается у моли *Tineola* (Титшак, 1922).

У *Rhodnius* и других кровососущих насекомых, пища которых содержит много воды и солей, хлористый натрий и калий быстро выводятся из организма (в растворенном виде), а фосфаты магния и кальция появляются позже и в незначительном количестве. Лишь через несколько часов после еды появляются конечные продукты распада фосфорных соединений—лецитины и нуклеины—и фосфорсодержащие сульфаты, наличие которых говорит о полном распаде цистина (Уигглсуорз). В старых работах указывалось на наличие в экскретах насекомых углекислого и фосфорнокислого магния (Уваров, 1928). К сожалению, до сих пор не изучалось влияние на членистоногих инъекции различных веществ ($NaCl$, сульфатов, фосфатов и мочевины), вызывающих у позвоночных усиленное мочеотделение. Ничего не известно и о порогах выделения различных солей; не исследовалось также действие нитрата урана, вызывающего у позвоночных типичные явления нефрита и служащего хорошим средством выключения функций органов выделения.

ПОБОЧНЫЕ ПРОДУКТЫ ВЫДЕЛЕНИЯ И ПИГМЕНТЫ

Экскреты насекомых часто окрашены в желтоватый цвет желтым пигментом, носящим название *энтомоурохрома* (Венециани, 1904); название крайне неудачно, так как вызывает представление об аналогии строения (отнюдь не установленной) этого пигмента с урохромом. Доказательство наличия у насекомых соединения, аналогичного урохрому позвоночных, представляло бы большой интерес, так как последний играет, повидимому, известную роль в растворении мочевой кислоты. Однако желтый пигмент, обнаруженный в экскретах хищнеца *Rhodnius*, повидимому, отличается от энтомоурохрома (Уигглсуорз, 1931). Меконий многих бабочек часто окрашен в красный цвет пигментами, близкими к омматинам; красный пигмент, выделяемый саранчевыми после последней линьки, без сомнения, представляет собой акридиоксантин (Шовен, 1941). Божьи коровки, живущие на листьях ивы и тополя, разлагают салицин и выделяют в мальпигиевы сосуды салициловую кислоту (Холланд, 1909).

ПОЧКИ НАКОПЛЕНИЯ. МОЧЕВЫЕ КЛЕТКИ

У *Collembola*, не имеющих мальпигиевых сосудов, гранулы мочевой кислоты скопляются в мочевых клетках (Филипченко, 1907). Количество отложений увеличивается с возрастом насекомого (Филипченко, 1907; Кено, 1895). У таракана мочевая кислота никогда не обнаруживается в мальпигиевых сосудах, она накапливается в особых клетках жирового тела. У личинок перепончатокрылых эти клетки заметны через покров в виде беловатых точек, разбросанных в жировом теле. У личинок пчел мальпигиевы сосуды не открываются в заднюю кишку; они постепенно расширяются и открываются лишь во время окукливания, однако они не содержат мочевой кислоты. В течение жизни личинки мочевая кислота собирается в мочевых клетках, которые лишь при окукливании выделяют ее в мальпигиевы сосуды, а затем в прямую кишку (Маршаль, 1890; Уигглсуорз).

В подобных случаях мочевые клетки заменяют отсутствующие мальпигиевы сосуды; однако они могут выполнять свою роль и при наличии функционирующих мальпигиевых сосудов (личинки и взрослые формы *Culex*, плавунец и другие жуки, гусеницы—де Буассезон, 1930; Крейшер, 1922; Горка, 1914). Мочевые клетки встречаются не только между клетками

жирового тела, но и между клетками гиподермы (гусеницы тутового шелкопряда, пилильщик *Tenthredo*, *Notonectes*, *Rhodnius*—Уигглсуорз, 1942).

Пока не ясно, образуются ли ураты в гемолимфе или непосредственно в мочевых клетках. У гусениц бабочек *Vanessa* ураты появляются в период окукливания в виде преломляющих свет гранул, располагающихся около ядра. Если в это время гусеницам впрыснуть урат аммония, то он выделяется через мальпигиевы сосуды, но гранулы в клетках при этом не увеличиваются (Холланд, 1914). То же самое наблюдается и у *Tettigoniidae* (Холланд, 1925) и у тараканов (Филипченко, 1907), хотя в клетках голодающего таракана количество отложений возрастает, возможно, за счет использования белковых запасов. У голодающих личинок комара *Aëdes* количество мочевой кислоты в мочевых клетках возрастает по мере продолжительности голодания; это накопление можно задержать кормлением личинок казеином или крахмалом. Таким образом, обмен белков идет различно, в зависимости от их эндогенного или экзогенного происхождения (Уигглсуорз, 1943).

Следовательно, мочевая кислота, повидимому, образуется внутри клеток. Это проверено для личинок мух *Muscidae*, у которых наблюдаются хорошо окрашивающиеся «ложные ядра», превращающиеся затем в гранулы мочевой кислоты. Эти «ложные ядра» исчезают в последние дни фазы куколки, и мочевая кислота переходит в мальпигиевы сосуды и выводится из организма в составе мекония (Холланд). Аналогичные явления наблюдаются у перепончатокрылых и чешуекрылых (Грассе и Лесперон, 1936). Возможно, что мочевые клетки образуются из обычных клеток жирового тела; но у муравьев, пчел (Шнелле, 1903) и *Tenthredo* (Шмидер, 1928; Уигглсуорз, 1943) они с самого начала отличаются от последних.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ТЕЛА НАСЕКОМЫХ

ЛИПИДЫ

Как мы уже указывали, наибольшее количество липидов содержится в теле взрослых личинок, близких к метаморфозу. Их количество и энергетическое значение в некоторых случаях могут быть чрезвычайно высокими. Было высчитано, что энергетический резерв липидов у личинки слоника *Balanimus elephas* достигает 150 000 *кал* на 100 *г* ткани (Тимон-Давид).

В табл. 28 указан процент содержания жиров у разных насекомых. Состав жиров весьма различен. Неомыляемая фракция жира у куколок

Таблица 28

СОДЕРЖАНИЕ ЖИРОВ У РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ

Личинки	Содержание липидов, % от сухого веса	Автор
Gastrophilus (декабрь)	3,5	Кемнитц (1916)
» (июнь)	25,9	
Calliphora (личинка поздних стадий развития)	22	Вейнланд (1906)
Apis mellifica (личинка рабочей пчелы)	18	Штраусс (1911)
Apis mellifica (личинка трутня)	21,3	
Bombyx mori (гусеница)	7,1	Зибер и Метальников (1904)
Galleria mellonella (гусеница)	43,6	

тутового шелкопряда обычно очень незначительна, она составляет 1,5—1,6% (Бергман, 1937), а у личинки *Tenebrio*—1,56% (Беккер, 1934). Наибольшую часть экстракта из тела личинок составляют нейтральные жиры, содержащие значительное количество ненасыщенных жирных кислот.

В табл. 29 приводится содержание жирных кислот в жире двух видов насекомых. У млекопитающих такого высокого содержания линолевой и линоленовой кислот не наблюдается.

Таблица 29

СОДЕРЖАНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В ЖИРЕ *TENEBRIO* И *BOMBYX MORI*, %

Жирные кислоты	Жир личинки *Tenebrio*	Жир куколки *Bombyx mori*
Пальмитиновая кислота	22,6	20
Олеиновая »	44,7	35
Линолевая »	32,3	12
Линоленовая »	0,35	28
Стеариновая »	—	4

Иодное число обычно высоко: 117 в жире гусеницы тутового шелкопряда, 112—159 у других гусениц, 108—118 у растительноядных божьих коровок, 68,5 у *Ergates faber* и только 37,3 у *Gastrophilus*.

При обычной температуре у *Ergates faber* жир жидкий, а у *Oryctes nasicornis* твердый, хотя и то и другое насекомое питается древесиной. У саранчевых, зимующих на стадии яйца, жиры имеют низкую точку плавления (у *Melanoplus* жир жидкий); у тех видов, которые достигают последних личиночных стадий к неблагоприятному времени года,—жир твердый (*Chortophaga viridifasciata*). Иодное число в жирах обоих саранчевых одинаково (Слифер, 1930—1932); низкая точка плавления жиров зимующих яиц зависит, повидимому, от более высокого содержания в них жирных кислот с короткой цепью; наличие их было установлено в жидком жире тлей (*Pemphigus*), содержащем главным образом глицериды и масляную, каприловую и лауриновую кислоты (Тимон-Давид, 1928).

У тутового шелкопряда содержание жиров на 3-й день питания повышается очень резко, а затем более постепенно. У *Attacus*, *Saturnia* и *Sphinx* (Дрилон, 1931) содержание жиров высокое, но $^4/_5$ их исчезает в течение нескольких дней вследствие большой затраты энергии при процессе оплодотворения (Бялашевич, 1937).

СИНТЕЗ ЖИРОВ

Нейтральные жиры образуются главным образом за счет белков и углеводов пищи. Во время окукливания в организме тутового шелкопряда содержится вдвое больше жиров, чем в листьях тутового дерева (Манунта), а личинки мух могут синтезировать жиры при питании одним альбумином без липидов (Мишиката, 1922). Тем не менее состав жиров тела насекомых частично зависит от состава жиров пищи; иодное число жиров таракана можно повысить, давая ему в пищу лишь жиры с высоким иодным числом. Все же в организме насекомых происходит не простое накопление жиров пищи, а довольно значительное их изменение. Например, у *Galleria* жир куколок состоит из глицеридов, содержащих высшие жирные кислоты, сильно отличающиеся от кислот, входящих в состав жиров пищи. Иодное число и содержание неомыляемой фракции в воске, извлеченном из кишки, отличаются от соответствующих величин чистого воска (Манунта и Карбони,

1941; Манунта, 1933). Подобные различия наблюдаются также у *Tenebrio* (Беккер, 1934) и *Dermestes* (Шинода и Курата, 1932). У *Pachymerus* жиры внутренних органов содержат 24% лауриновой кислоты, что превышает содержание ее в жирах других насекомых, но вдвое ниже, чем в кокосовом масле, которым она питается (Коллин, 1933).

У *Lucilia* жиры внутренних органов имеют иодное число 140 при кормлении их жиром рыб с иодным числом 113 и иодное число 60 при кормлении жирами с иодным числом 30 (Юилл и Крейг, 1934).

Было показано, что у некоторых клопов количество растворимых в хлороформе веществ находится в соответствии с миграциями этих насекомых. Снижение содержания этих веществ с 38,4 до 8,9% соответствует пробегу этих насекомых на 205 миль; снижение с 39,5 до 6,6%—пробегу на 398 миль (Фултон и Ромней, 1940).

По качественному составу жиров насекомых можно распределить на 4 группы (Тимон-Давид).

1. Личинки питаются главным образом углеводами (насекомые, питающиеся древесиной, корнями и т. д.),—иодное число низкое или среднее (68,5—80,8), линолевая кислота отсутствует, неомыляемая фракция незначительная, число омыления невысокое.

2. Растительноядные насекомые—иодное число высокое, большая неомыляемая фракция, присутствует линолевая кислота. К этой группе приближаются хищники.

3. Насекомые, питающиеся зернами, богатыми липидами,—состав жиров приближается к составу жиров пищи.

4. Тли и червецы—твердые жиры, иодное число очень низкое, число омыления и число Рейхерта очень высокие, содержат много летучих кислот и низких жирных кислот.

Стерины. Жир куколок содержит около $^1/_3$ стеринов (85% холестерина, 15% ситостерина). У взрослого тутового шелкопряда количество стеринов выше у самца, чем у самки, а у бивольтинных рас выше, чем у моновольтинных (Мурао, 1939).

УГЛЕВОДЫ

Мы уже отмечали необходимость сахаров для жизни пчел. Содержание сахара в гемолимфе пчел сборщиц меда необычайно высоко (36%). Однако оно сильно варьирует и иногда уменьшается до 3,4%. Этот сахар представляет собой глюкозу; если содержание ее снижается до 1%, то пчелы теряют способность к полету, а если оно падает ниже 0,5%, пчелы теряют способность двигаться (Бейтлер, 1936). Во время полета пчелы расходуют 100 *мг* сахара в 1 час. Количество восстанавливающих веществ, выраженных в глюкозе, увеличивается в период личиночной жизни как маток, так и рабочих пчел и уменьшается в период окукливания. В течение жизни личинки, продолжающейся 7—8 дней, содержание гликогена возрастает, тогда как количество свободных сахаров уменьшается; в период окукливания, наоборот, содержание гликогена и других углеводов уменьшается, а количество свободных сахаров возрастает. У взрослой пчелы на 18-й день жизни наблюдается максимальное количество свободных сахаров и минимальное количество гликогена и других углеводов (Мелемпи и Олсен, 1940). После нескольких часов голодания весь сахар исчезает; однако пока в зобе пчелы имеется мед, возможна некоторая регуляция содержания сахара в гемолимфе. Впрочем, об истинной регуляции, наблюдающейся у высших позвоночных, говорить не приходится. Наблюдаемое у пчел высокое содержание сахара в гемолимфе—исключительное явление среди насекомых, так как у большинства из них обычно содержание сахара очень низкое. У гусеницы тутового шелко-

пряда оно составляет лишь 0,022%, а после инъекции инсулина, по мнению некоторых авторов, сахар исчезает совсем (Вениг и Йоахим, 1936). Это наблюдение, однако, оспаривается другими исследователями (см. главу V).

Запасы сахара в гемолимфе насекомых могут быть в форме глюкозы или какого-либо другого углевода (Ронцони и Бишоп, 1929). Однако чаще всего запасы углеводов локализуются в жировом теле в виде *гликогена*. Содержание гликогена различно у насекомых разных видов.

Содержание гликогена у насекомых (% от сухого веса):

Apis mellifica (личинка поздних стадий развития)	33,5
» » (взрослое насекомое)	0,3—0,9
Gastrophilus (личинка)	31
Prodenia eridania (гусеница)	23,3
	(Бэберс, 1941)
Ophyra	Менее 5
Calliphora	Менее 5
Lucilia	Менее 5
Bombyx mori	Менее 5
Malacosoma	Менее 5

Этот гликоген образуется главным образом за счет поглощенных углеводов. Однако содержание глюкозы в гемолимфе *Prodenia eridania* после

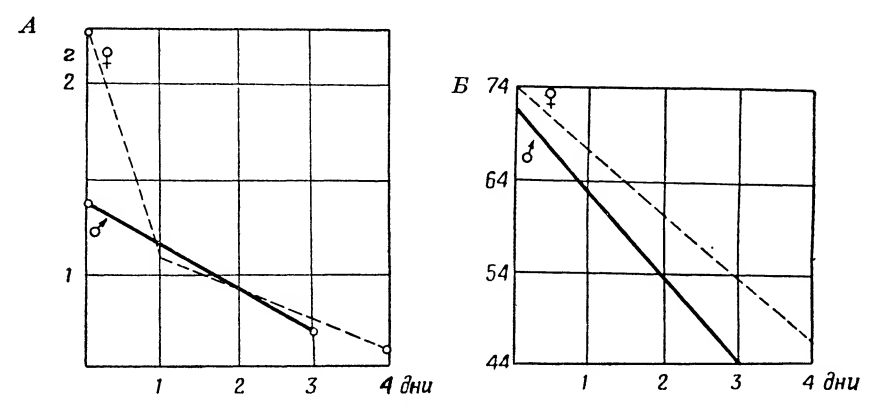


Рис. 20. Изменения содержания сахаров (*А*) и отношения количества моноаминокислот к общему количеству аминокислот (*Б*) у взрослой бабочки *Attacus pernyi*. (Из Дрилона, 1935.)

поглощения этого сахара резко повышается, а содержание гликогена не меняется. Количество гликогена в тканях увеличивается лишь через 7 час. после еды, тогда как спустя 1 час после приема пищи содержание глюкозы уже возвращается к норме (Бэберс, 1941). Правда, синтез глюкозы происходит главным образом в гемоцитах (Егер, 1941; см. главу V). Гликоген может образовываться также за счет жиров и белков; возможно, что путем одного из этих превращений и происходит увеличение (почти в 2 раза) запаса гликогена в течение 4 последних дней жизни гусеницы (Батайон, 1893). Наконец, хитин состоит, повидимому, частью из гликогена, частью из белка (Вейнланд, 1909).

У взрослых бражников *Attacus*, *Saturnia* и *Sphinx* (Дрилон, 1931) гликогена очень мало, а через несколько дней после вылета он исчезает совсем. Глюкоза также быстро пропадает в период имагинальной жизни (рис. 20).

У *Drosophila funebris* и *Lucilia sericata* количество гликогена тесно связано с продолжительностью полета (Карролл, Барнесс и Сойер, 1943).

Во время полета содержание гликогена в тораксе уменьшается и через некоторое время достигает наиболее низкого уровня. Частота взмахов крыльев снижается, а затем полет прекращается, причем это происходит раньше, чем частота взмахов крыльев снизится до 100 двойных взмахов в 1 сек. Способность к полету и содержание гликогена зависят от возраста насекомого. В течение 1-й недели жизни взрослой особи средняя длительность полета возрастает (к 7-му дню) с 26 до 110 мин., а общее число взмахов крыльев — с 225 000 до 1 000 000. Одновременно содержание гликогена поднимается с 2,5 до 6% сырого веса. С возрастом содержание гликогена и способность к полету уменьшаются сначала быстро, а затем медленнее. На 33-й день жизни мухи полет ее может длиться лишь 1 мин.; за это время она совершает 170 000 двойных взмахов крыльев. В общем гликоген играет у мух ту же роль, что глюкоза у пчел.

БЕЛКИ

Белки составляют лишь 2,2% сырого веса только что вылупившихся пчел и 3,2% веса пчел сборщиц меда с развитыми крыловыми мышцами (Келлер-Китцингер, 1935). У пчел удалось проследить перемещение белков в организме. Так, у кормилиц глоточные железы содержат много белков; позднее эти железы атрофируются и белки переносятся в крыловые мышцы и восковые железы (Хэйдек, 1934; Бейтлер, 1934); у муравьев и термитов после оплодотворения белки мышц служат для построения гонад. Часть белков, содержащаяся в жировом теле, превращается в жиры или сахара и используется в энергетическом обмене.

У взрослых форм бражников *Attacus*, *Saturnia* и *Sphinx* (Дрилон) количество *общего азота*, выраженное в абсолютных величинах, ниже, чем у куколок; процентное же содержание его (на 100 *г* сырого веса) примерно того же порядка (рис. 21). У самок количество белка больше вследствие высокого содержания его в яйцах. В противоположность этому, *небелкового азота* у взрослых насекомых меньше, чем у гусениц; у самок содержание его выше, чем у самцов. Взрослые особи богаты аминокислотами, которые, без сомнения, служат им пищевым запасом в период имагинальной жизни, когда они питаются очень мало. У самок аминокислот гораздо больше, чем у самцов, однако отнюдь не за счет яиц, которые не содержат свободных аминокислот. Содержание аминокислот в период имагинальной жизни падает очень быстро.

В табл. 30 приводится состав белков тутового шелкопряда.

Таблица 30

СОСТАВ БЕЛКОВ ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА, %

Аминокислоты	Гусеницы	Взрослые насекомые
Гликокол	10	3,5
Аланин	8,7	3,2
Тирозин	4,3	1,6
Валин	1,7	1,7
Лейцин	4,8	8,5
Аспарагиновая кислота	1,6	2,7
Глутаминовая кислота	3,5	5,7
Фенилаланин	2,4	2,7
Пролин	1,5	—

У личинок пчелы в период роста наблюдаются интересные изменения в содержании различных веществ (Штраусс, 1911). В течение первых 4 дней

личинки получают рацион, состоящий примерно из 59% белков, 8% жиров и 10% сахара. После 4-го дня молочко заменяется пергой; этот рацион

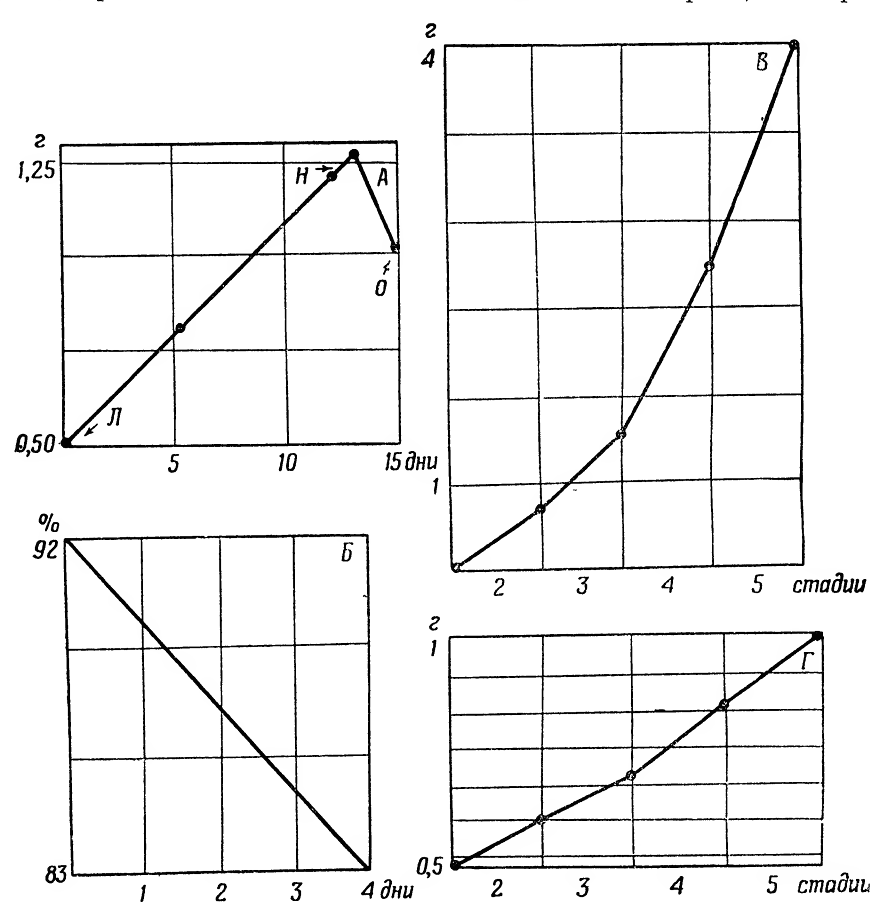


Рис. 21. Обмен у гусеницы *Attacus*.

А—содержание аминокислот; *Б*—отношение количества моноаминокислот к общему количеству аминокислот (*г*/100 *г* сырого веса); *В*—содержание гликогена; *Г*—содержание липидов. *Л*—последняя линька; *Н*—начало плетения кокона; *О*—окукливание. (Из Дрилона, 1935.)

содержит не более 28% белков, 4% жиров и 45% сахара (Кестнер и Плаут, 1924). В связи с изменением пищевого рациона наблюдается накопление жиров и гликогена и снижение количества азота (табл. 31).

Таблица 31

ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ВЕЩЕСТВ У ЛИЧИНОК ПЧЕЛ В ПЕРИОД РОСТА, %

(из Штраусса, 1911)

Возраст, дни	Сухое вещество	Гликоген	Жиры	Азот
1	22,9	—	—	—
2	—	2,5	1,5	2,9
3	17,8	—	—	—
4	—	5,6	—	—
5	28	—	3,6	1,5
6	—	6,6	—	—

МИНЕРАЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА

Полная библиография работ, вышедших до 1927 г., приведена Уваровым. Главными компонентами золы насекомых являются P, Si, K, Li и Mg; меньше содержится в ней Fe, Mn, Ca и Na. У *Rhabdocnemis obscura* (растительноядное насекомое), *Diphoptera dystiscoides* (всеядное) и *Scolopendra spinipes* были обнаружены следы Zn, Al, Sr, Ba и Ti; только у *Diphothera*—Pb, Bo, Cd и Ni; только у *Rhabdocnemis*—Sn. Химический состав золы, повидимому, зависит от состава пищи (Беллард, 1939). У гусениц тутового шелкопряда содержание золы, так же как и содержание сухого вещества, повышается до 4-й стадии развития, а затем начинает падать; содержание C, H, K и Ca изменяется параллельно содержанию золы (табл. 32).

У только что вылупившихся гусениц *Bombyx mori* очень мало натрия. Магния же они содержат максимальное количество; содержание железа и марганца сильно возрастает между 3-й и 4-й линьками; после 3-й линьки содержание двух последних веществ различно у гусениц разного пола. У куколки большая часть кальция содержится в коконе. Цинка много в яичниках, яйцах и шелкоотделительных железах; повышенное количество магния содержится в кожных покровах и яйцах. Марганец, повидимому, находится только в гонадах. Меди много у куколок и только что вылупившихся насекомых (Акао, 1939). Минерального фосфора больше содержится у самок *Attacus*, *Saturnia* и *Sphinx* (Дрилон), чем у самцов; больше всего фосфора в гонадах. В теле личинок *Lucilia cuprina* содержится больше железа, чем в окружающей их среде; эти насекомые, повидимому, обладают способностью регулировать содержание железа, так как оно остается постоянным независимо от его количества в различных питательных средах (Леннокс, 1940).

На тутовом шелкопряде было исследовано содержание разных радиоактивных элементов. Тело куколки (без хитина) содержит $2{,}4 \cdot 10^{-7}$ *г* урана, $6{,}78 \cdot 10^{-6}$ *г* хитина и $7{,}84 \cdot 10^{-6}$ *г* шелка. Больше всего урана содержится в теле куколки. В живых тканях содержится больше урана, чем в оболочках; то же наблюдается и в яйцах птиц. Шелкоотделительные железы, повидимому, содержат большое количество урана, в них обнаружен также изотоп калия (K^{41}). Не исключено, что α-, β- и γ-излучения урана и более слабое β-излучение изотопа калия влияют на развитие насекомого (Гоффман, 1943).

У *Galleria*, *Blattella*, *Tenebrio* и *Thermobia* легко проследить обмен фосфора, применяя меченый радиоактивный фосфор P^{32}. Этим методом было установлено, что эпителий средней кишки содержит много фосфора, присутствие которого, повидимому, связано с процессами фосфорилирования нейтральных жиров. Получающиеся при этом соединения, вероятно, сразу же используются или разрушаются, так как в замороженных срезах жирового тела содержится очень мало P^{32}. Поскольку в парафиновых срезах содержится больше радиоактивного фосфора, можно сделать заключение, что он входит в фосфолипопротеиновые соединения, мало растворимые в жидкостях, применяющихся для гистологической обработки срезов. Те же особенности наблюдаются в гонадах и зачатках крыльев. Концентрация P^{32} высока также в мальпигиевых сосудах (в месте их впадения в прямую кишку) и в нервной цепочке, несмотря на то, что ее нервные волокна лишены мякотной оболочки (Линдсей и Крейг, 1942).

РАЗЛИЧНЫЕ ВЕЩЕСТВА, ВЫДЕЛЯЕМЫЕ НАСЕКОМЫМИ

ШЕЛК

Как мы уже упоминали, шелк выделяется не только губными железами чешуекрылых, но и добавочными железами половых органов *Anopheles*,

Таблица 32

СОДЕРЖАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ТЕЛЕ НАСЕКОМЫХ
(по Уварову, 1927)

	K	Na	Mg	Ca	Zn	Cu	Al	Si	P	As	S	Cl	Mn	Fe
					% от золы									
Bombyx mori	36	—	9,3	8,3	—	—	—	3,9	29	—	1,9	1,1	—	—
	49	36	8,48	5,92	—	—	—	0,52	28,7	—	6,22	—	—	0,71
» » (яйца)	29,5	—	10,3	6,4	—	—	—	—	53,8	—	—	—	—	—
Melolontha	10,7	2,39	13,4	11,33	—	—	—	11,12	42,09	—	11,12	0,48	—	6,41
	13,4	4,5	1,97	18,2	—	—	—	—	31,6	—	16,3	4,6	—	5,53
» (при голодании)	17,3	6,72	2,59	11,6	—	—	—	—	32,03	—	16,5	3,01	—	7,23
Cantharides	14,9	2,84	9,67	19,05	—	—	—	14,9	32	—	1	—	—	—
Melanoplus	7,42	4,08	8,51	13,26	—	—	—	12,1	50,7	—	1,05	1,76	—	—
					% от сухого веса									
Bombyx mori (оболочка яиц)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,4	—	—	—
Carabus auratus	—	—	—	—	0,018	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gyrinus natator	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,702	—
Schistocerca paranensis														
яйца	0,40	—	0,37	0,09	—	—	—	—	0,21	—	—	—	—	0,21
личинки	0,80	—	0,16	0,02	—	—	—	—	1,40	—	—	—	—	0,15
взрослые насекомые	0,76	—	0,32	0,01	—	—	—	—	0,7	—	—	—	—	0,12
Melanoplus	1,20	0,34	0,39	0,36	—	—	—	0,6	1,19	—	0,28	—	0,008	0,11
Blatta orientalis	—	—	—	—	—	4,3	—	—	—	—	—	—	—	—
Zygoptera (личинки)	—	—	0,03	0,84	—	—	—	0,54	1,50	—	—	—	—	—
Sialis »	—	—	1,12	0,16	—	—	—	0,33	1,46	—	—	—	—	—
Chironomus tentans (личинки)	—	—	0,46	1,3	—	—	—	0,32	2,10	—	—	—	—	—
Anomala vitis	—	—	—	—	—	3,8	—	—	—	—	—	—	—	—
Pieris brassicae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,248	—

тарзальными органами *Embiidae* и *Embioptera*, мальпигиевыми сосудами некоторых жесткокрылых и сетчатокрылых (Лесперон, 1937). У чешуекрылых плетение кокона сопровождается характерными физиологическими явлениями. У тутового шелкопряда перед окукливанием в период голодания поглощение кислорода резко падает, но перед самым окукливанием несколько возрастает. Это повышение поглощения кислорода, давно отмеченное некоторыми исследователями (Лючиани ло Монако, 1899), повидимому, связано с выделением шелка (Нидхэм, 1929; Гвареши и Стефанелли, 1942). В развитии шелкоотделительных желез чешуекрылых наблюдаются некоторые особенности. В течение последних 4 дней жизни гусеницы, в то время когда она еще питается, железа развивается очень быстро и за короткий срок достигает максимального веса. Через 20—25 час. после начала плетения кокона вес железы резко падает и затем продолжает уменьшаться до конца плетения кокона. Клетки, вырабатывающие шелк, синтезируют его, повидимому, за счет запасных веществ, не заимствуя материал извне (Калугареану, 1931). Образование шелка зависит от *освещения*, но влияние последнего сказывается только в определенный период—до 3-й линьки гусеницы. До этого периода непрерывное освещение увеличивает вес кокона, а сокращение срока освещения соответственно уменьшает его. После 3-й линьки этот фактор не оказывает никакого влияния на образование кокона. У дубового шелкопряда *Euproctis* плетение кокона зависит от влажности; в атмосфере, насыщенной влагой, гусеницы не образуют кокона (Гризон, 1948).

Химический состав и структура. Шелк состоит из белков *фиброина* (75%) и *серицина*, образующего поверхностный слой шелкового волокна. Первый белок, повидимому, выделяется задней, а второй—средней частью железы. Эти белки сильно отличаются друг от друга по аминокислотному составу.

Фиброин, % (Абдергальден, 1922)	
Аргинин	1,5
Лизин	0,85
Гистидин	0,75
Гликокол	40,5
d-Аланин	25,0
l-Лейцин	2,5
Фенилаланин	1,5
l-Серин	1,8
l-Пролин	1
l-Тирозин	11
Триптофан (Хиратсука, 1925)	Имеется

Серицин, % (Абдергальден и Цумштейн, 1932)	
Аргинин	3,75
Лизин	1,9
Гистидин	1
Гликокол	1,1
Аланин	10,1
Лейцин	3,4
Серин	11,25
Пролин	2,35
Тирозин	3,5
Норвалин	1,25
Валин	1,25
Аспарагиновая кислота	3,4
Глутаминовая кислота	3,25
Хитозамин	0,5
Глюкуроновая кислота	0,6

Приведенные цифры нельзя считать точными вследствие больших потерь, происходящих во время анализа (главным образом серицина). Аминокислоты фиброина связаны пептидными (ди-, три-, тетра- и пентапептиды) и дицетопиперазиновыми связями (Абдергальден). Второй тип связей имеет, повидимому, меньшее значение. Серицин отличается от фиброина меньшим содержанием гликокола, аланина и тирозина и значительно бо́льшим содержанием серина и диаминокислот. Шелковое волокно покрыто сверху

восковой пелликулой, по химическому составу сходной с кутикулином (Бергман, 1938).

Шелковые волокна, выделяемые различными расами тутового шелкопряда, имеют разный химический состав; однако едва ли можно придавать значение обнаруженным различиям, учитывая огромные потери, происходящие при гидролизе шелка, предшествующем анализу содержания аминокислот.

Шелковые волокна *Antherea mylitta* и *Saturnia cynthia* содержат гораздо меньше гликокола, чем волокна тутового шелкопряда. Шелковые волокна мешочницы *Oeceticus platensis* не содержат тирозина, тогда как в коконах *Psyche* он обнаружен. О составе шелка перепончатокрылых, двукрылых и жесткокрылых почти ничего не известно (Тимон-Давид, 1945).

Образование волокна. Шелковое волокно, выходящее из отверстия одной из губных желез тутового шелкопряда, проходит через общий выводной проток железы, а затем через прессующий аппарат, сжимающий его и придающий ему форму ленты. В то время когда два волокна, выделенных парными железами, проходят через общий выводной проток, добавочные железы выделяют клейкое вещество, склеивающее их вместе. О механизме затвердевания шелка известно очень мало; однако оно осуществляется не путем высыхания, так как затвердевание происходит и в воде (Фредерик, 1910). Анализ фиброина при помощи рентгеновских лучей показывает одинаковую структуру разных сортов шелка, даже образуемого пауками (паутина). В железе живого насекомого шелк насыщен водой и образует коллоидную суспензию. Его превращение в нити с ориентированными молекулами происходит благодаря натяжению в направлении продольной оси и давлению, направленному перпендикулярно натяжению; давление, без сомнения, осуществляет прессующий аппарат (Хо, Чен, Танг и Ю, 1944). Коллоидные растворы шелка, извлеченные из желез до образования нити, имеют наклонность к спонтанному образованию хлопьев, что наблюдается даже в пробирках, защищенных от посторонних воздействий (Онгаро, 1934).

О физиологической роли шелкоотделительных желез ничего не известно. Может быть, они служат для выделения аминокислот, накапливающихся в гемолимфе гусениц перед плетением кокона. Согласно некоторым данным, разрушение желез перед образованием кокона приводит к более или менее быстрой гибели гусеницы (Лесперон, 1937). Однако эти опыты следовало бы повторить.

ВОСКИ

Воски выделяются кожными железами пчел, клопов и других насекомых в виде порошка, нитей или пластинок (Дрейлинг, 1905). Раньше считали, что в состав воска входят высшие спирты и кислоты с нечетным числом атомов углерода. Однако работы Чибнелла (1934), Фрэнсиса (1930) и их сотрудников показали, что эти вещества представляют собой смесь спиртов и кислот с четным числом атомов углерода. По мнению этих авторов, пчелиный воск имеет следующий состав:

Кислоты	Спирты	Углеводороды
C_{24} *н*-тетракозановая	C_{24} *н*-тетракозанол	C_{25} *н*-пентакозан
C_{26} *н*-гексакозановая	C_{26} *н*-гексакозанол	C_{27} *н*-гептакозан
C_{28} *н*-октакозановая	C_{28} *н*-октакозанол	C_{29} *н*-нонакозан
C_{30} *н*-триаконтановая	C_{30} *н*-триаконтанол	C_{31} *н*-гентриаконтан
C_{32} *н*-дотриаконтановая	C_{32} *н*-дотриаконтанол	
C_{34} *н*-тетратриаконтановая	C_{34} *н*-тетратриаконтанол	

Только углеводороды имеют цепь из нечетного числа атомов углерода. Воск пчел *Melipona* или шмелей существенно не отличается от воска медоносной пчелы, тогда как воск *Coccus cacti* отличается меньшим количеством компонентов и отсутствием углеводородов. Воск *Psylla buxi* состоит из эфира триаконтановой кислоты и триаконтанола в более или менее чистом виде; выделения тлей не являются настоящим воском; они представляют собой смесь триглицеридов миристиновой и пальмитиновой кислот (Шульц и Беккер, 1933—1934); однако поскольку анализировалась эфирная вытяжка из насекомых в целом, а не их восковые выделения, правильность полученных результатов вызывает сомнения (Тимон-Давид, 1945).

Вполне очевидно, что воски синтезируются в организме насекомого за счет восстанавливающих сахаров: на рационе, бедном углеводами и богатом белками, количество выделяемого пчелами воска уменьшается; если же пчел кормить одними сахарами, они выделяют очень много воска. Кроме того, столь различные виды насекомых, как пчелы, кошенили и тли, потребляют большое количество восстанавливающих сахаров и выделяют много воска (Тимон-Давид, 1945). Процессы синтеза длинных углеводных цепей, входящих в состав воска, в настоящее время не выяснены; возможно, что соответствующий спирт и кислота образуются из альдегида согласно реакции (реакция Каницарро):

$$2RCHO + H_2O = RCH_2OH + RCOOH.$$

Однако эта реакция вряд ли происходит в тех многочисленных случаях, когда спирт и кислота имеют цепи разной длины; без сомнения, реакция Каницарро сопровождается другими процессами (Чибнелл и Пипер, 1934), например окислением конечных групп углеводных цепей, что приводит к образованию соответствующей кислоты. Низшие кислоты образуются вследствие β-окисления, а первичные спирты—путем восстановления кислот. Что касается углеводородов с нечетным числом атомов углерода, то они образуются путем декарбоксилирования высших кислот (Тимон-Давид, 1945).

ЛАКИ

Лаки, выделяемые различными червецами (*Tachardia*, *Gascardia* и *Lecanium*), содержат главным образом смолы и воски, смешанные с медвяной росой и различными пигментами. Состав лаков сильно варьирует в зависимости от химического состава кормового растения (Линдсей и Харлоу, 1921). В нем различают две фракции (Чибнелл, 1934): 1) растворимую в спирте и состоящую из смеси спиртов, содержащих четное число углеродных атомов (C_{26}—C_{34}); 2) растворимую в бензоле и состоящую из спиртов (C_{30}—C_{36}) и кислот (C_{30}—C_{34}) (Чибнелл, 1934). Пигменты, входящие в состав лаков, рассматривались в главе I.

ЯДЫ

До настоящего времени считалось, что пчелиный яд выделяется *кислой железой*; роль *щелочной железы* еще не ясна, возможно, что ее секрет служит для смазки жала. Однако, повидимому, оба эти образования являются частями одной железы. Изучавшие ее авторы, очевидно, были введены в заблуждение имеющимися на ней многочисленными бороздками и пришли к выводу, что существуют две железы (Лаутер и Григгс, 1939). Удельный вес неочищенного яда примерно равен 1,13. Этот яд имеет одновременно кислый и горький вкус и слабый запах; после испарения яда при обычной температуре остается до 30% сухого вещества. Яд содержит гистамин, безусловно,

играющий роль в кожной реакции, наблюдаемой после ужаления пчелами (Марку и Деревичи, 1937). Наиболее токсичная фракция, по мнению одних авторов, представляет собой способный к диализу белок с высоким молекулярным весом и с положением изоэлектрической точки около pH 8,7 (Тетш и Вольф, 1937). Другие считают, что это вещество близко к сапонинам (Лаутер и Григгс, 1939).

Известны одиночные перепончатокрылые, яд которых парализует добычу на несколько месяцев, в течение которых сердце последней продолжает биться. Яд *Cynipidae* вызывает раздражение растительных тканей, приводящее к образованию галлов. В яде муравьев главным компонентом является муравьиная кислота; количество ее колеблется в пределах 21—71%, в зависимости от места обитания насекомых (Штумпер, 1928); однако состав яда муравьев *Myrmicinae* и *Dolichoderinae* несколько иной и его токсические свойства, несомненно, связаны с мало изученным белковым телом (Штумпер, 1928). Кантаридин, присутствующий в гемолимфе и половых железах нарывникового жука *Meloë* (Флери, 1920), близок по своему составу к едким веществам волосков гусениц (Джилмер, 1925). Яд, выделяемый из жука *Diamphidia locusta* (которым бушмены смазывают стрелы), близок к сапонинам (Фредерик, 1910; Уигглсуорз, 1932).

ПАХУЧИЕ И ЕДКИЕ ВЕЩЕСТВА

Пахучие железы полужесткокрылых мы рассмотрим лишь в общих чертах, так как нет никаких сведений о химическом составе их выделений. Ничего не известно также о составе пахучих выделений чешуекрылых, служащих для привлечения особей другого пола (см. главу VII). Химический состав выделений других насекомых установлен с большей или меньшей точностью; применявшиеся для их исследования методы с точки зрения химика часто представляются недостаточно надежными.

Креозот. Обнаружен у уховерток (Фосселер, 1890).

Салициловый альдегид. Найден у личинок листоеда *Melasoma populi* и, без сомнения, представляет собой один из конечных продуктов обмена салицина—вещества, в изобилии содержащегося в пище насекомого (Гарб, 1915).

Эфир салициловой кислоты. Содержится в железах тазиков задних ног усача *Aromia moschata* (Смирнов, 1911); это вещество сообщает насекомому запах розы.

Концентрированная соляная кислота. Обнаружена у гусениц *Notodonta concinnula* (Денхем, 1888).

Муравьиная кислота (40-процентная). У гусениц *Dicranura vinula* эта кислота входит в состав секрета ее прядильных желез, из которого это насекомое сплетает прочный малопроницаемый кокон (Леттер, 1892).

Едкое кали (1,4-процентный раствор). Содержится у имаго того же насекомого; способствует образованию отверстия в коконе в момент вылупления (Леттер, 1897).

Масляная кислота. Содержится в пигидиальных железах жужелиц (Маршаль, 1910).

Щавелевая кислота (0,15-процентная). Найдена у личинок грибных комаров *Mycetophilidae* (Менсбридж, 1933).

Свободный иод. Обнаружен у *Paussidae* (Фредерик, 1910).

Кислородные соединения азота. Содержатся у жука *Brachinus* (Фредерик, 1910).

Этилхинон. Взрослые формы *Tribolium* при раздражении выделяют газ, превращающийся при —60° в желтую жидкость. Когда жуки эти неактивны, они выделяют маслянистую жидкость, кристаллизующуюся на поверхности их покрова. Эта жидкость содержит этилхинон (Александер и Бертон, 1943). Если личинок последней стадии развития подвергнуть действию газа, выделяемого взрослыми формами, то развиваются жуки с ненормальными антеннами (уменьшено число члеников) или совсем лишенные этих придатков. Если подвергнутые действию газа личинки уже готовы к метаморфозу, то конечности и ротовые придатки куколок чернеют и подвергаются некрозу. Развившееся из таких куколок взрослое насекомое лишено упомянутых выше органов, куколки же мало чувствительны к газу. Что касается кристаллического вещества, то наложение его на личинок 1-й стадии вызывает их гибель. Приложение этого вещества к конечностям личинок последней стадии вызывает у жука развитие раздвоенных или разделенных на три ветви конечностей. Кристаллы задерживают развитие взрослых куколок, из которых затем выходят жуки, частично сохраняющие строение куколки. Если этот секрет приложить к куколкам, развитие которых продвинулось уже далеко, то чернеют и затвердевают лишь обработанные участки, а кутикула остается белой и эластичной (Рот и Хоуленд, 1941). Эти интересные опыты открывают широкую перспективу для изучения физиологии в популяциях *Tribolium*, они позволяют экспериментально изучить явление удвоения конечностей и дают возможность по-новому взглянуть на роль этилхинона в процессе меланогенеза и затвердевания кутикулы. Последнее особенно интересно в связи с тем, что хиноны, повидимому, играют важную роль в дублении белков кутикулы (см. главу I). Сходные железы у *Tribolium destructor* (рис. 22), повидимому, выделяют крезолы (Пальм, 1946).

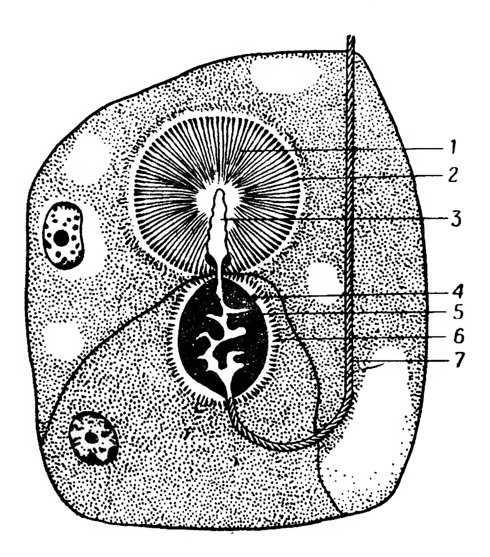


Рис. 22. Железа *Tribolium destructor*, состоящая из двух клеток.

1—внутриклеточный пузырек; *2*—палочковый слой; *3*—диализирующий (?) хитиновый орган; *4*—гиалиновая цитоплазма; *5*—дивертикулы протока; *6*—сильно окрашивающаяся цитоплазма; *7*—хитиновый проток. (По Пальму, 1946.)

ЛИТЕРАТУРА

Akao A., 1939. Beiträge zur Wachstumsphänomenen des Seidenspinners. Die verschiedenen aufbauenden und katalytischen Elemente und deren biologische Bedeutung während des Wachstums, *J. Biochem.*, **30**, 303—349.

Alexander P., Barton D. H. R., 1943. The excretion of ethylquinone by the flour beetle, *Biochem. J.*, **37**, 463—465.

Aronssohn F., 1911. Sur la composition minérale de l'abeille, *C. R. Acad. Sc.*, **152**, 1182—1184.
Babers F. H., 1941. Glycogen in *Prodenia eridania*, with special reference to the ingestion of glucose, *J. Agr. Res.*, **63**, 9, 509—530.
Baker F. C., 1939. The preparation of a relatively stable urease concentrate of blowfly larvae, *Parasitology*, 25, 280.
Ballard S. S., 1939. Spectrographic analysis of three Arthropods, *Nature*, **1**, 979.
Bataillon E., 1893. La métamorphose du ver à soie et son déterminisme évolutif, *Bull. Sc. Fr. Belg.*, **25**, 18—55.
Becker M., 1934. *Biochem. Z.*, **272**, 227—234.
Bergmann W., 1940. *Textile Res.*, **10**, 462—475.
Bertrand G., Agulhon H., 1913. Sur la présence du bore dans la série animale, *C. R. Acad. Sc.*, **156**, 732—735.
Bertrand G., Medigreceanu F., 1912. Sur la présence du manganèse dans la série animale, *C. R. Acad. Sc.*, **155**, 82—84.
Beutler R., 1936. Ueber den Blutzucker der Bienen, *Z. vergl. Physiol.*, **24**, 71—115.
Bialaszewicz K., 1937. Untersuchungen über Stoff- und Energiewechsel während der Entwicklung der Insekten. IV. Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung der Seidenspinner im letztem Abschnitt ihrer Larvenstadium, *Acta Biol. exp.*, **15**, 20—42.
Birge E. A., Juday C., 1922. The inland lakes of Wisconsin. The plankton, *Wisconsin geol. nat. survey*, **64**, 222 p.
Blunck H., 1923. Die Entwicklung der *Dytiscus marginalis* vom Ei bis zur Imago. I. Teil. Die Metamorphose. (B) Das Larven- und das Puppenleben, *Z. wiss. Zool.*, **121**, 181—391.
de Boissezon P., 1930. Contribution à l'étude de la biologie et de l' histophysiologie de *Culex pipiens*, *Arch. Zool.*, **70**, 281—431.
Bordas L., 1894. Les tubes de Malpighi des Hyménoptères, *Bull. Sc.Fr. Belg.*, **26**, 402—441.
Bordas L., 1897. Les tubes de Malpighi des Orthoptères, *C. R. Acad. Sc.*, **124**, 46—48.
Bordas L., 1911. L'appareil digestif et les tubes de Malpighi des larves de Lépidoptères, *Ann. Sc. natur., Zool.*, **14**, 191—271.
Bordas L., 1917. Morphologie et contenu des tubes de Malpighi de quelques Cetoninae, *Insecta, Rennes*, **7**, 25—27.
Brass P., 1914. Das 10 abdominal Segment der Käferlarven als Bewegungsorgan, *Zool. Jhrb., Syst.*, **37**, 65—122.
Brechner L., 1925. Physiochemische und chemische Untersuchungen am Raupen- und Puppenblutes (*Pieris brassicae, V. urticae*), *Z. vergl. Physiol.*, 2, 591—713.
Brown A. W. A., 1936. The excretion of ammonia and uric acid during the larval life of certain Muscoid flies, *J. exper. Biol.*, **13**, 131—139.
Brown A. W. A., 1937. Studies on the excreta of a grasshopper *Melanoplus bivittatus*, *J. exper. Biol.*, **14**, 87—94.
Brown A. W. A., 1937—1938. The nitrogen metabolism of an insect, *Lucilia sericata*, *Biochem. J.*, **32**, 895—912.
Brown A. W. A., Farber L., 1936. *Biochem. J.*, **30**, 1107—1108.
Bruntz L., 1908. Les reins labiaux et les glandes céphaliques des Thysanoures, *Arch. Zool.*, sér. 4, **9**, 195—228.
Calugareanu, 1931. Eine funktionelle Eigentümlichkeit der Spinndrüse des Seidenspinners (*Bombyx mori*), *Z. vergl. Physiol.*, **13**, 223—230.
Carlier E. W., Evans C. L., 1911. Notes on the chemical composition of the coloured secretion of *Timarcha tenebricosa*, 1e Congrès Intern. Entom., Bruxelles, 2, 137—142.
Carroll W., Barness J. A., Sawyer W. H., 1943. The utilisation of glycogen by flies during flight and some aspects of the physiological ageing of *Drosophila*, *Biol. Bull.*, 84, 263—272.
Chauvin R., 1941. Contribution à l'étude physiologique du Criquet pèlerin et du déterminisme des phénomènes grégaires, *Ann. Soc. Entom. Fr.*, 9, 139.
Chibnall A. C. et coll., 1934. *Biochem. J.*, 28, 2189—2219.
Collin G., 1933. *Biochem. J.*, **27**, 1373—1374.
Conet A., 1934. Contribution à l'histologie des tubes de Malpighi des coléoptères cryptonéphridiés, *Ann. Soc. Sc. Bruxelles*, **54**, 1896.
Courtois A., 1939. Sur la composition du méconium des Lépidoptères, *C. R. Soc. Biol.*, **101**, 365—366.
Crozier W., 1924. *J. gener. Physiol.*, **6**, 289—293.
Cuénot L., 1895. Études physiologiques sur les Orthoptères, *Arch. Biol.*, **14**, 293—341.
Davis A. C., 1927. Studies of the anatomy and histology of *Stenopelmatus fuscus*, *Univ. Calif. Publ. Entom.*, **4**, 159—208.
Davis A. C., 1927. Ciliated epithelium in the insecta, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 20, 359—362.

Delezenne C., 1919. Le zinc, constituant cellulaire de l'organisme animal. Sa présence et son rôle dans le venin des serpents, *Ann. Inst. Pasteur*, **33**, 68—136.
Dingler M., 1927. Schütz gegen Tiere; Hess-Beck Forstschütz, 5e éd., Neudamm.
Dreyling L., 1905. Die wachsbereitende Organe bei den gesellig lebenden Bienen, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 22, 289—330.
Drilhon A., Busnel R. G., 1943. Excrétion azotée et minérale chez un insecte aquatique, le Dytique (*Dytiscus marginalis*), *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 68, 21—28.
Drilhon A., Busnel R. G., 1945. Recherches sur les phosphatases d'insectes et en particulier des tubes de Malpighi et du tube digestif, *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **70**, 40—47.
Duchateau G., Florkin M., Frappez C., 1942. Sur les ferments du catabolisme purique chez les insectes, *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 68, 21—28.
Eastham L., 1925. Peristalsis in the Malpighian tubules of Diptera. Preliminary account: with a note on the elimination of the calcium carbonate from the Malpighian tubules of *Drosophila funebris*, *Q. J. microsc. Sc.*, 69, 385—398.
Ehrenberg R., 1914. Winterstein's Hdb. vergl. Physiol., **2** (2), 695—759.
Farkas K., 1909. *Arch. ges. Physiol.*, **98**, 390—546.
Farsky F., 1908. Zusammensetzung der Maikäferasche, *Listy Chem.*, **5**, 368—369.
Florkin M., 1942. L'évolution biochimique, Masson, Paris.
Florkin M., Duchateau G., 1942. Activité xanthine oxydasique de différents tissus d'invertébrés et de vertébrés poikilothermes, *Enzymologia*, **11**, 24—25.
Florkin M., Duchateau G., 1943. Les formes du système enzymatique de l'uricolyse et l'évolution du catabolisme purique chez les animaux, *Arch. internat de Physiol.*, **53**, 3, 267—208.
Flury F., 1925. Oppenheimer's Handbuch Biochem., **5**, 709—714.
Frederico L., 1910. Winterstein's Hdb. vergl. Physiol., **2**, 112—166.
Fricker, 1885. Ueber Tötung und Verwendung der Maikäfer, *Jahresber. Ver. Naturk.*, **41**, 46—48.
Fulton R., Romney V. E., 1940. The chloroform soluble components of beet leafhopper as an indication of the distance they move in the spring, *J. Agr. Res.*, **61**, 737—743.
Gabarskaia M., 1929. Ueber das Verhalten der Malpighischengefässe einiger Sphingidaerten während der Metamorphose unter Berücksichtigung der Veränderungen des Zellkernes, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 51, 63—110.
Garb G. J., 1915. *Ent. Zool.*, 7, 88—97.
Gerard P., 1942. Les tubes de Malpighi de la larve *d'Oryctes nasicornis*. Étude anatomique et histologique, *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, **73**, 122—133.
Gersch M., 1942. Verteilung und Ausscheidung von Fluorescein bei Aphiden, *Z. vergl. Physiol.*, 29, 506.
Gilmer P. M., 1925. *Ann. Entom. Soc. Am.*, 18, 203—239.
von Gorka A., 1914. Experimentelle und physiologische Beiträge zur Physiologie der malpighischen Gefässe der Käfer, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **34**, 233—338.
Grasse P. P., Lesperon L., 1936. *C. R. Soc. Biol.*, 122, 1013—1015.
Grison P., Labeyrie V., 1948. Effet de l'humidité sur le tissage des nids chez le Bombyx culbrun (*Euproctis phaeorrhea*), *C. R. Soc. Biol.*, **142**, 609.
Guareschi C., Stefanelli A., 1941. L'attività respiratoria della *Calliphora erythrocephala* durante il ciclo larvale e pupale, *Atti Accad. Ital. Rendic.*, 8, 3, 464—470.
Haber V. R., 1926. The blood of insects with special reference to that of the common household, german or croton cockroach, *Blattella germanica*, *Bull. Brooklyn Entom. Soc.*, 21, 61—100.
Haveman R., Wolf K., 1937. Zur Frage der Eiweisnatur des Bienen- und *Crotalus* giftes, *Biochem. Z.*, 290, 254—259.
Henseval M., 1897. Les Glandes à essence du *Cossus ligniperda*, *Cellule*, **12**, 19—26.
Henseval M., 1897. Recherches sur l'essence du *Cossus ligniperda*, *Cellule*, **12**, 169—181.
Heller J., 1928. *Z. vergl. Physiol.*, 25, 8—7.
Heller J., 1937—1938. Ueber der Phosphat und Kaliumgehaltes der Schmetterlingsexcretes, *Z. vergl. Physiol.*, **25**, 83—88.
Heller J., Aremowna H., 1932. Ueber der Harn der Schmetterlinge, *Z. vergl. Physiol.*, **16**, 362—370.
Henson H., 1932. The development of the alimentary canal of *Pieris brassicae* and the endodermal origin of the malpighian tubules of insects, *Q. J. microsc. Sc.*, **75**, 283—305.
Henson H., 1937. The structure and post embryonic development of *Vanessa urticae* (*Lepidoptera*). II. The larval Malpighian tubules, *Proc. Zool. Soc. Lnd.*, B161—174.
Heymons R., Lühmann M., 1933. Die vasa Malpighii von *Galerucella viburni*, *Zool. Anz.*, **102**, 78—86.
Hitchcock F. A., Haub J. G., 1941. The interconversion of foodstuffs in *Phormia regina*. I. Respiratory metabolism and nitrogen excretion, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **34**, 17—25.

Ho, Chen, Tang, Yu, 1944. Physiology of the silkworm. II. Mechanism of silk formation as revealed by X-rays analyses of the content of the silk gland in *Bombyx mori*, *Physiol. Zool.*, 17, 78—82.
Hobson R. P., 1932. Studies on the nutrition of blow fly larvae, *J. exper. Biol.*, 9, 128—198, 359—365.
Hoffman J., 1942. Radioaktive elemente in *Bombyx mori*, *Hoppe Seyler's Z.*, **276**, 275—279.
Hollande A. C., 1909. Sur la fonction d'excrétion chez les insectes salicicoles et en particulier sur l'existence de dérivés salicylés, *Ann. Univ. Grenoble*, 21, 459—517.
Hollande A. C., 1923. L'origine et la nature des cristaux des cellules caliciformes de l'intestin moyen de la chenille de la tordeuse du chêne *Tortrix viridana*; fonction d'arrêt de ces cellules, *Arch. Anat. microsc.*, **19**, 348—369.
Hollande A. C., 1925. Les cellules à urates des Acridiens Orthoptères et la genèse de ces urates, *C. R. Acad. Sc.*, 18, 1175—1776.
Hollande A. C., Cordebard H., 1926. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 8, 631—635.
Jarvis E., 1923. Note on the Queensland cane insects and their control., *Bur. Sugar Exp. St. Queensland. Div. Entom.*, **17**, 80—81.
Keilin D., 1921. On the calcium carbonate and the calcospherites in the Malpighian tubes and the fat body of the dipterous larvae and the ecdysial elimination of these products of excretion, *Q. J. microsc. Sc.*, **65**, 611—625.
Keilin D., 1924. On the nephrocytes in the larvae and pupae of *Lonchoea chorea*, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 9, 13, 219—223.
Keller-Kitzinger K., 1935. Kann die erwachsene Arbeiterin der Honigbiene (*Apis mellifica*) Eiweiss vertreten, *Z. vergl. Physiol.*, **22**, 1—32.
von Kemnitz G. A., 1916. *Z. Biol.*, 129—244.
Kestner O., Plaut R., 1924. Wintersteins Hdb. vergl. Physiol., 2 (2), 901—995.
Könneman R., 1924. Ueber den Darm einiger limnobiiden Larven, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, **46**, 343—388.
Ковалевский А. О., 1894. Études sur le coeur de quelques Orthoptères, *Arch. Zool.*, 2, 485—490.
Kreuscher A., 1922. Der Fettkörper und die Oenocyten von *Dytiscus marginalis*, *Z. wiss. Zool.*, **119**, 247—287.
Krüger F. Z., 1926. Biologie und Morphologie einiger Syrphidenlarven, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **6**, 83, 149.
Kunckel J., 1899. Empleo de las langostas como abono, *Ann. Soc. Sc. Argentina*, **48**, 368—377.
Latter O. H., 1895. Further note on the secretion of potassium hydroxide by *Dicranura vinula* and similar phenomena in other Lepidoptera, *Trans. Entom. Soc. London*, 399—413.
Lauter W. M., Griggs O. J., 1939. Investigations on the chemistry of the venom of the honey-bee, *J. Amer. Pharm. Assoc.*, 28, 519—521.
Lavini, 1834. Observations physiologiques et chimiques sur divers produits des vers à soie, *R. Acad. Sc. Torino*, **37**, 24—40.
Лебедев А., 1914. Ueber die als Sericterien funktionierenden Malpighischen Gefässe der *Phytonomus*-Larven, *Zool. Anz.*, **44**, 49—56.
Leifert H., 1935. Untersuchungen über den Exkretstoffwechsel bei Eiern, Raupen und Puppen von *Antherea pernyi*, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, 55, 131—190.
Lennox F. G., 1949. Distribution of ammonia in larvae of *Lucilia cuprina*, *Nature*, 11, 268.
Lenz, 1867. *Allg. Land. Forstwirts. Zeits.*, 125.
Lesperon L., 1937. Recherches cytologiques et expérimentales sur la sécrétion de la soie et certains mécanismes excréteurs chez les insectes, *Arch. Zool.*, **79**, 1—156.
Licent P. E., 1912. Recherches d'anatomie et de physiologie comparées sur le tube de Malpighi des Homoptères supérieurs, *Cellule*, 27, 7—161.
Lindsay E., Craigh R., 1942. The distribution of radiophosphorus in wax-moth, mealworm, cockroach and firebrat, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **35**, 50—56.
Lindsay H. A. F., Harlow C. M., 1921. *Indian forest. Rec.*, 8, 1, 162.
Lison L., 1938. Sur l'existence de gradients physiologiques dans le tube de Malpighi chez quelques Orthoptères, *C. R. Soc. Biol.*, **127**, 366—368.
Lison L., 1938. Sur la position des maxima d'athrocytose dans le tube de Malpighi de *Dermestes peruvianus*; comparaison avec le néphron des Vertébrés, *C. R. Soc. Biol.*, 128, 801—803.
Lison L., 1938. Sur la structure et l'histophysiologie des tubes de Malpighi chez le Doryphore, *C. R. Soc. Biol.*, **129**, 873—875.
Lison L., 1939. Contribution à l'étude morphologique et histophysiologique du système Malpighien de *Melolontha melolontha*, *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **69**, 195—233.
Lison L., 1939. Excrétion intestinale et athrocytose discriminante chez *Machilis maritima*, *C. R. Soc. Biol.*, **132**, 309.

Lozinski P., 1911. Ueber die Malpighischen Gefässe der Myrmeleoniden als Spinndrüsen, *Zool. Anz.*, 38, 401—417.

Luciani lo Monaco, 1899. Sur les phénomènes respiratoires de la chrysalide des Bombyx du mûrier, *Arch. Ital. Biol.*, 19, 274—281.

Luciani lo Monaco, 1899. Sur les phénomènes respiratoires des larves du ver à soie, *Arch. Ital. Biol.*, 23, 424—433.

MacHargue J. S., 1917. A study of the proteins of certain insects with reference to their value as food for poultry, *J. Agr. Res.*, 10, 643—647.

Mansbridge G. H., 1933. On the biology of some Ceroplatinae and Macrocerinae (*Diptera*, *Mycetophilidae*), *Trans. Entom. Soc. London*, 81, 75—92.

Manunta C., 1933. Sul metabolisme dei grassi nella tigneola degli alveari *Galleria mellonella*, *Atti. Accad. Naz. Lincei*, 17, 309—317.

Manunta C., 1935. *Mem. Accad. Naz. Lincei*, ser. 6, 75—161.

Manunta C., Carboni S., 1941. Nuovi ricerche sull'metabolismo della ceranella tigneola degli alveari, *Galleria mellonella*, *Arch. Sc. Biol.*, 27, 473—480.

Marchal P., 1910. Physiologie de l'insecte, Diction. Physiol. Ch. Richet, 273—486.

Marcou I., Derevici M., 1927. Sur la répartition de l'histamine dans l'abeille et dans son venin, *C. R. Soc. Biol.*, 126, 726—728.

Marcus B. A., 1930. Untersuchungen über die malpighischen Gefässe bei Käfern, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 19, 609—677.

Marshall W. S., 1927. The malpighian tubules of the larva of *Heptagenia interpunctata*, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 20, 149—155.

Mayer A. G., 1896. The development of the wing scales and their pigment in butterflies and moths, *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, 28, 209—236.

Mayet V., 1896. Une nouvelle fonction des tubes de Malpighi, *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 122—127.

Melampy R. M., Olsan R. D., 1940. Total carbohydrate and glycogen content of the developing honeybee, *Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med.*, 45, 754—758.

Metalnikov S., 1908. Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria mellonella*, *Arch. Zool.*, 8, 489—588.

Mishikata T. J., 1932. *Biochem.*, Tokyo, 1, 261—279.

Missiroli A., 1927. I tubuli del Malpighi nell'*Anopheles claviger*, *Riv. Malariol.*, 6, 1—7.

Möbusz A., 1897. Ueber den Darmkanal der *Anthrenus*-Larve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration, *Arch. Naturgesch.*, 63, 89—128.

Murao S., 1939. Untersuchungen über den Stoffwechsel des Fettstoffes im Seidenwurmkörper. Die von der körperlicher Wachstum begleitete Schwankung der Sterinmenge im Seidenwurmkörper, *Kumamoto med. Journ.*, 1, 17—74.

Muttkowski R. A., 1921. Copper in animals and plants, *Science*, 53, 453—454.

Needham J., 1929. *Science progress*, 23, 633—646.

Packard A. C., 1878. Uses to which locusts may be put, *1st An. Rep. U. S. Entom. Comm.*, 1877, 741—742.

Palm N. B., 1946. Structure and physiology of the stink glands in *Tribolium destructor*, *Opusc. Entom. Lund*, 119—132.

Palm N. B., 1946. Studies on the peristalsis of the Malpighian tubules in Insects, *Lunds Univ. Arskr.*, *NF*, 42, 1—39.

Pantel J., 1914. *Cellule*, 29, 381—389.

Peligot E., 1852—1867. Études chimiques et physiologiques sur les vers à soie, *Ann. Phys. Chim.*, 4, 12, 345—363.

Perez C., 1902. Recherches sur la métamorphose des diptères, *Bull. Sc. Fr. Belg.*, 37, 195—427.

Филипченко Ю. А., 1907. О жировом теле черного таракана *Stylopyga orientalis* (*Orthoptera*, *Periplaneta*), Русск. энтом. обозрение, 7, № 4, 181—189.

Poll M., 1932. Notes sur la fonction des tubes de Malpighi des Coléoptères, *Bull. Ann. Soc. Entom. Belg.*, 73, 103—108.

Poll M., 1936. Recherches physiologiques sur les tubes de Malpighi du *Tenebrio molitor*, *Rec. Inst. Torley-Rousseau*, 5, 73—126.

Poll M., 1936. Contribution à l'étude de l'histophysiologie de l'appareil urinaire des larves de Myrméléonides, *Mem. Mus. R. Hist. Nat. Belg.*, sér. 2, 3, 635—666.

Poll M., 1938. Contribution à l'étude de l'appareil urinaire des chenilles de Lépidoptères, *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 69, 9—52.

Przilecki J., 1925. La dégradation de l'acide urique chez les Vertébrés, *Arch. internat. de Physiol.*, 24, 238.

Ratte F., 1884. On the larvae and larva-cases of some Australian Aphrophoridae, *Proc. Lin. Soc. N. S. Wales*, 9, 1164—1169.

Rocco M. L., 1936. Présence de l'allantoinase chez les Insectes, *C. R. Acad. Sc.*, 202, 1947—1948.

Ronzoni E., Bishop G. H., 1929. Carbohydrate metabolism in the honey-bee larva, Trans. 4th Int. Cong. Entom., Ithaca, 2, 361—365.

Roth L. M., Howland R. B., 1941. Studies on the gaseous secretion of *Tribolium confusum*. I. Abnormalities produced in *T. c.* by exposure to a secretion given off by adults, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **34**, 1, 161—172.
Roubaud E., 1913. Recherches sur les Auchméromyes, *Bull. Sc. Fr. Belg.*, **47**, 105—202.
Schindler E., 1878. Beiträge zur Kenntnis der malpighischen Gefässe der Insekten, *Z. wiss. Zool.*, **30**, 587—660.
Schlottke E., 1937. *Z. vergl. Physiol.*, **24**, 210—247, 422—450, 463—490.
Schmieder R. G., 1928. Observations on the fat body in Hymenoptera, *J. Morphol.*, 45, 121—186.
Schnelle H., 1923. Ueber den feineren Bau der Fettkörper der Honigbiene, *Zool. Anz.*, 57, 172—179.
Schopf C., Kottler C., Reichert A., 1939. Allantoin als Spaltstück der Pigment von Pieriden, *Liebig's Ann.*, **539**, 168—178.
Schroeder J., 1909. Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung der Wanderheuschrecke, ihrer Eier und der noch unflügelter Blut, *Z. Pflanz. Krankh.*, 19, 13—18.
Schulz F. N., 1927. *Oppenheimer's Hdb. Biochem.*, 2e éd., **7**, 439—488.
Schulz P., 1912. Die Nackengabel der Papilionidenraupe, *Zool. Jhrb. Anat.*, 32, 181—224.
Schulze K., 1934. Die Hautdrüsen der Odonaten. Bau, Verteilung, Entwicklung und Funktion, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 58, 239—274.
Schütte L., 1921. Die Metamorphose von *Hydromyia livens*, Inaug. Diss., Greifswald.
Shinoda O., 1931. On the starch digestion in the silkworm, *Annot. Zool. Jap.*, **13**, 117—125.
Sieber N., Metalnikov S., 1904. Ueber Ernährung und Verdauung der Bienemotte *Galleria mellonella*, *Pfülger's Arch.*, 102, 269—286.
Silvestri F., 1904. *Redia*, 2, 68—84.
de Sinety R., 1901. Recherches sur la biologie et l'anatomie des phasmes, *Cellule*, **19**, 119—278.
Sinoda O., Kurata M., 1932. *J. Biochem.* Tokyo, **16**, 129—139.
Sirodot S., 1858. *Ann. Sc. natur.*, *Zool.*, sér. 4, **10**, 141—189, 251—334.
Slifer E. H., 1930. Insect development; Fatty acids in grasshopper eggs, *Physiol. Zool.*, 3, 503—518.
Slifer E. H., 1932. Qualitative studies of the fatty acids from grasshopper eggs, *Physiol. Zool.*, 5, 448—456.
Slowtzoff B., 1904. Beiträge zur vergleichenden Physiologie des Hungerstoffwechsels, *Beitr. Chem. Physiol. Path.*, **4**, 23—39.
Смирнов Д. А., 1911. Строение и значение пахучих желез *Aromia muscata*, *Труды Импер. С.-Петерб. Общ. Естествоисп.*, вып. 2—3, 1—15.
Strauss J., 1911. Die chemische Zusammensetzung der Arbeitbienen und Dröhnen während ihrer verschieden Entwicklungsstaden, *Z. Biol.*, 46, 347—397.
Stumper R., 1922. Le venin des fourmis, en particulier l'acide formique, *Ann. Sc. natur. Zool.*, sér. 10, 5, 105—112.
Stumper R., 1923. Nouvelles recherches sur le venin des fourmis, *C. R. Acad. Sc.*, **176**, 330—332.
Tetsch C., Wolf K., 1937. Ueber das Skorpionsgift, *Biochem. Z.*, **290**, 395—399.
Thorpe W. H., 1930. The Biology, post embryonic development and economic importance of *Cryptochaetum iceryae* (*Diptera*) parasitic on *Icerya purchasi* (*Coccidae, Monophlebinae*), *Proc. Zool. Soc. Lnd.*, 929—971.
Тихомиров А., 1885. Chemische Studien über die Entwicklung der Insekteneier, *Hoppe Seyler's Z.*, 9, 518—532.
Tiegs O. W., 1922. Researches on insect metamorphosis. II. On the physiology and interpretation of insect metamorphosis, *Trans. R. Soc. S. Australia*, **46**, 319—527.
Timon-David J., 1928. Contribution à la connaissance des graisses d'insectes. Le beurre de pucerons du térébinthe, *C. R. Acad. Sc.*, **186**, 104—106.
Timon-David J., 1928. Action du brome sur les huiles d'insectes, *C. R. Acad. Sc.*, 188, 1122—1124.
Titschack E., 1922. Beiträge zu einer Monographie der Kleidermotte *Tineola biseliella*, *Z. techn. Biol.*, 10, 1—2, 1—169.
Truszkowski R., Chajkinowna S., 1935. Nitrogen metabolism in certain invertebrates, *Biochem. J.*, 29, 2561—2565.
Veneziani A., 1904. Valore morfologico e fisiologico dei tubi Malpighiani (contributo alla conoscenza del mecanismo dell'escrezione), *Redia*, 2, 197—230.
Verson F., 1884. La composizione chimiche dei gusci nelle uovo dell fulugello, *Boll. mens. Bachicolt.*, Padova, № 9.
Vosseler J., 1890. Die Stinkdrüsen des Forficuliden, *Arch. Mikr. Anat.*, 5, 565—578.
Weber H., 1933. Biologie der Hemiptere, Berlin, Springer.
Wegener M., 1923. Die biologische Bedeutung der Nackengabel der Papilionidenraupen, *Biol. Zbl.*, **34**, 292—301.

Weinland E., 1909. Chemische Beobachtungen an der Fliege *Calliphora*, *Biol. Zbl.*, 29, 564.
Wenig K., Joachim J., 1936. Der Einfluss der Insuline auf den Lymphzuckerspiegel bei der Seidenraupe (*Bombyx mori*), *Biochem. Z.*, 285, 98—100.
Wigglesworth V. B., 1931. The physiology of excretion in a blod sucking insect *Rhodnius prolixus*, *J. exper. Biol.*, 8, 411—451.
Wigglesworth V. B., 1932. On the function of the so-called rectal glands in insects, *Q. J. microsc. Sc.*, 75, 131—150.
Wigglesworth V. B., 1933. The effects of salts on the anal gills of mosquito larvae. The function of the anal gills of mosquito larvae. The adaptation of mosquito larvae to salt water, *J. exper. Biol.*, 10, 1—37.
Wigglesworth V. B., 1933. The physiology of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (*Hemiptera, Triatomidae*) with special reference to the function of oenocytes and dermal glands, *Q. J. microsc. Sc.*, 76, 269—318.
Wigglesworth V. B., 1942. The storage of protein, fat, glycogen and uric and in the fat body and other tissues of mosquiti larvae, *J. exper. Biol.*, 13, 56.
Wolf E., Funke W., Dittman G., 1876. Versuche über das Verdauungsvermögen der Schweine für verschiedene Futtermittel und Futtermischungen, *Landwirts. Versuchstat.*, 19, 241—313.
Yeager J. F., 1941. Histochemical detection of glycogen in blood cells of the southern armyworm (*Prodenia eridania*), and in other tissues, especially midgut epithelium, *J. Agr. Res.*, 63, 257—308.
Yuill J. S., Craig R., 1937. The nutrition of flesh fly larvae, *Lucilia sericata*. II. The development of fat, *J. exper. Zool.*, 75, 169—178.

Глава V

КРОВООБРАЩЕНИЕ. ЖИРОВОЕ ТЕЛО. ЭНОЦИТЫ

Сначала мы рассмотрим собственно орган кровообращения, или сердце, сосуды, добавочные сердца, а также плазму гемолимфы и гемоциты; затем органы, дополняющие работу сердца или более или менее связанные с ним, как, например, перикардиальные клетки, селезенка и, наконец, жировое тело и эноциты.

ОБЩАЯ АНАТОМИЯ КРОВЕНОСНОЙ СИСТЕМЫ

СЕРДЦЕ, ИЛИ СПИННОЙ СОСУД

Сердце представляет собой сильно удлиненный орган, расположенный по средней линии под спинными покровами груди и брюшка. Его передняя, или грудная, часть носит название аорты, а задняя, или брюшная, выполняет функцию собственно сердца. Последнее часто разделяется на камеры, число которых различно (от 1 у нимфы *Agrion*, до 13 у таракана). В стенке сердца имеются остии—щели, края которых образуют клапаны, обращенные в полость сердца. У личинок *Cloëon* эти клапаны достигают такого развития, что частично препятствуют обратному току гемолимфы при систоле (Грабер, 1873; Поповичи-Базноцану, 1910). Задний участок сердца у большинства видов насекомых замкнут; однако в некоторых случаях он может оканчиваться остиолой, снабженной клапанами; у личинок поденок гемолимфа из заднего участка сердца через специальные сосуды проникает в хвостовые нити (Поповичи-Базноцану, 1910). Из переднего участка сердца гемолимфа не изливается непосредственно в общую полость тела, а чаще всего выводится в синусы, расположенные вдоль пищевода (*Rhodnius*) и подводящие кровь к передней (*Carausius*) или задней поверхности мозга (пчела—Уигглсуорз; де Синети, 1901; Фрейденштейн, 1928); кроме того, существуют и настоящие кровеносные сосуды, описание которых мы дадим ниже.

Стенка сердца. У насекомых разных видов стенка сердца имеет различное строение; наиболее просто она построена у личинок мух и состоит из одного слоя клеток, в котором наблюдаются поперечно исчерченные круговые фибриллы, лежащие между двумя мембранами, несомненно, гомологичными сарколемме (Пантель, 1898). Эти фибриллы могут переплетаться (*Aeschna*) с волокнами, проходящими в продольном направлении (*Nepa*—Заварзин, 1910; Гамильтон, 1931). У *Schistocerca* и, вероятно, также у других насекомых диаметр сердечной трубки с возрастом уменьшается, а толщина ее стенки увеличивается (Шовен). В большинстве случаев вокруг сердечной трубки имеется наружная оболочка, или адвентиция, обильно снабженная трахеолами. Стенки сердца и аорты имеют одинаковое строение и обладают способностью к сокращению. Оба эти органа прикреплены к покровам спинной стороны тела сложной системой различных фибрилл или перикардиальной перегородкой (см. ниже).

ПЕРИКАРДИАЛЬНЫЙ И ПЕРИНЕВРАЛЬНЫЙ СИНУСЫ

Перикардиальная перегородка (или диафрагма) представляет собой мембрану, натянутую под сердцем и ограничивающую *перикардиальный синус*. У некоторых видов насекомых (таракан—Броше, 1922) эта перегородка снабжена правильно расположенными отверстиями, через которые гемолимфа может изливаться в полость тела; у других (саранчевые—Маршаль, 1910) она не имеет отверстий. Перикардиальная перегородка снабжена специальными *крыловидными мышцами*. Их роль в физиологии сокращения, как мы увидим ниже, спорна.

У прямокрылых, стрекоз, поденок, перепончатокрылых и в особенности у чешуекрылых имеется, кроме того, хорошо развитая фибромускулярная диафрагма, расположенная над нервной цепочкой и отграничивающая *периневральный синус*. Сокращения этой мембраны прогоняют гемолимфу к заднему и боковым участкам тела и, таким образом, обеспечивают кровоснабжение нервной цепочки. У *Libellula* она обращена выпуклостью вниз и ее сокращение вызывает насасывание гемолимфы в синус (Грабер, 1873); у нимф *Cloëon* она ориентирована в обратном направлении и при ее сокращении гемолимфа выталкивается из синуса (Поповичи-Базноцану, 1910). Как перикардиальная, так и периневральная диафрагма часто снабжена отверстиями (например, у таракана—Броше, 1922), через которые кровь изливается в общую полость тела (Уигглсуорз).

ПУЛЬСИРУЮЩИЕ МЕМБРАНЫ ПРИДАТКОВ ТЕЛА. СОСУДЫ

Многие придатки тела насекомых разделены на две части продольной перегородкой; даже в случае отсутствия специального пульсирующего органа (см. ниже) гемолимфа течет от тела по задней стороне конечности, а в обратном направлении—по ее передней стороне. Подобная циркуляция гемолимфы, несомненно, обусловливается тем, что задняя сторона конечности связана с периневральным синусом, в котором давление довольно велико, а передняя—с грудными межмышечными синусами, в которых поддерживается довольно низкое давление вследствие засасывания крови пульсирующими органами.

У нимфы *Aeschna* грудной отдел тела разделяется двумя вертикально расположенными перегородками, снабженными сфинкторами, через которые проходит пищевод. При каждом вдохе гемолимфа направляется к заднему участку конечности, а при выдохе сокращение сфинкторов препятствует ее обратному течению. У *Aeschna* и *Agrion* пульсация крови в переднем участке бедра совпадает с дыхательными движениями прямой кишки (Броше, 1922).

Синусы. У таракана имеется сложная система лакун, образующих иногда настоящие каналы, проходящие вокруг мозга и внутри головных отростков (Клоска, 1924). Подобные синусы с более или менее выраженными стенками встречаются, конечно, и у других насекомых.

Сосуды. У таракана *Periplaneta americana* имеются настоящие сегментарные сосуды (Александрович, 1926; Мак-Инду, 1930), которые анатомически и функционально сходны с аналогичными сосудами кольчатых червей, моллюсков, паукообразных и некоторых видов насекомых, у которых они меньше изучены. У куколок и взрослых насекомых имеются 5 пар брюшных и 2 пары грудных сосудов. Парные сосуды одного и того же сегмента выходят из сердца под прямым углом, но не симметрично друг другу. Основание каждого сосуда сильно расширено, выстлано крупными грибообразными клетками, уплощенными в дорзо-вентральном направлении, и снабжено обильно иннервированными миофибриллами. При инъекции туши, разведенной в физиологическом растворе, видно, что выходящая из сердца гемолимфа прогоняется

при сокращении этих сосудов до их дистальных участков; следовательно, они выполняют функцию артерий.

У личинок поденок гемолимфа направляется в три хвостовые нити по трем артериям, отходящим от спинной стороны сердца (Поповичи-Базноцану, 1910). У ос от аорты в головном участке тела отходит поперечная артерия, дающая ветви к глазам (Броше, 1920).

В *жилках крыльев* также происходит циркуляция гемолимфы. Ее можно легко наблюдать у *Blattella* или *Periplaneta*, помещая сильно освещенное снизу крыло так, чтобы половина его была на черном, а половина— на белом фоне. При малом увеличении микроскопа видно передвижение гемоцитов, увлекаемых током гемолимфы; они появляются в виде блестящих точек на границе черного и белого фона. Гемолимфа циркулирует между трахеями и стенкой жилок. В крыло *Blattella* она проникает по костальной и радиальным жилкам и по проксимальной части кубитальных жилок и возвращается к телу насекомого по медиальным, анальным и дистальной части кубитальных жилок. Подобная замкнутая циркуляция может происходить и по перпендикулярно идущим анастомозам. У *Periplaneta* гемолимфа течет от тела по жилкам передней половины крыла и возвращается по жилкам задней половины. Однако как у *Blattella*, так и у *Periplaneta* циркуляция гемолимфы в передних и задних крыльях может происходить и в обратном направлении (Егер и Хендриксон, 1934).

УЧАСТИЕ КРЫЛЬЕВ В ПРОЦЕССЕ ДЫХАНИЯ

Присутствие пузырьков газа внутри жилок говорит о том, что крылья играют некоторую роль в процессе дыхания. В частности, у бабочек движения крыльев, повидимому, содействуют окислению гемолимфы во время полета. *Zygaena* не может летать после разрушения пульсирующего органа, находящегося под тергитом средне- или заднегруди и прогоняющего гемолимфу в крылья; к тому же результату приводят заполнение трахей вазелиновым маслом, перерезка крупных жилок, а также соскабливание с поверхности крыла чешуек, которые служат главным образом для увеличения «дыхательной поверхности» крыла.

Наконец, черные или цветные пятна на крыльях насекомых поглощают некоторое количество тепловых лучей, создавая таким образом неравномерное распределение температуры по поверхности крыла, что также способствует (благодаря конвекционным токам) кровоснабжению крыльев. Например, при соскабливании с крыльев *Parnassius apollo* чешуек, образующих красные пятна, поглощающие до 98% тепловых лучей, способность насекомых к полету в значительной мере нарушается (Портье и Гиньон; Раффи). Этот интересный опыт следовало бы повторить на более обширном материале. Однако известно, что бабочки *Vanessa*, лишенные чешуек (вследствие содержания куколок при высокой температуре), летают так же хорошо, как и нормальные особи (Пиктэ, 1932).

ДОБАВОЧНЫЕ СЕРДЦА

У насекомых имеется множество пульсирующих органов, заставляющих гемолимфу циркулировать в синусах. У *Periplaneta*, *Locusta*, *Stenobothrus* имеется два сокращающихся пузырька, дающих по одному сосуду к антеннам. Каждый из этих пузырьков открывается снабженной клапаном остией в окологлоточный синус, в который впадает аорта. Внутренние стенки пузырьков соединяются поперечной мышцей, служащей для их расширения. Сокращение самих пузырьков происходит вследствие эластичности их стенок или же, быть может, благодаря находящимся в их толще мышцам.

Проходящие в антенны сосуды снабжены отверстиями, через которые гемолимфа может свободно изливаться (Павлова, 1895). Подобные же пульсирующие органы встречаются у пчел и у многих насекомых других видов. У полужесткокрылых пульсирующие органы особенно многочисленны и имеются у большого числа видов; у *Nepa* они часто располагаются у основания крыльев. Однако механизм их действия не всегда понятен. В *передней ноге Notonecta* находится продольно расположенный сосуд, снабженный клапаном и мышцей, которая, спазматически сокращаясь, прогоняет гемолимфу от голени к бедру (Дебесье, 1936). В *грудном отделе* насекомых часто встречаются пульсирующие пузырьки: в средне- и заднегруди у нимф *Odonata* (Броше, 1917), у *Dytiscus* и других *Coleoptera*, в среднегруди у *Sphingidae*, *Tabanus* (Броше, 1917), пчел (Фрейденштейн, 1928) и мух (Томсен, 1938). Многие из этих органов служат для кровоснабжения крыльев. Например, у вьюнкового бражника (*Sphinx convolvuli*) на уровне скутеллума расположен синус, сокращающийся при помощи особой мышцы. Этот синус сообщается с жилками заднего края крыла, и при расслаблении мышцы гемолимфа засасывается из крыла в тело насекомого. При сокращении синуса гемолимфа через снабженное клапаном отверстие прогоняется в аорту (*Odonata*, *Dytiscus*, *Coccinella*, мезотергальные органы *Sphingidae*) или же прямо в полость тела (комнатная муха, *Tabanus*, метатергальные органы *Sphingidae*). По наблюдениям Гиньона (1936), у бабочек, наоборот, мезотергальный орган не имеет непосредственной связи с аортой, и при его сокращении кровь перегоняется по направлению к крылу. У нимф поденок пульсирующий орган замкнут и совершенно не содержит гемолимфы, но так как он расположен внутри синуса, то при его последовательных сокращениях и расширениях гемолимфа насасывается или выталкивается из синуса (аналогичное приспособление встречается у иглокожих).

Значение работы добавочных пульсирующих органов очень велико, и некоторые авторы считают, что, например, у *Sphingidae* они играют более важную роль, чем само сердце.

ФИЗИОЛОГИЯ КРОВООБРАЩЕНИЯ

МЕХАНИЗМ КРОВООБРАЩЕНИЯ

При диастоле гемолимфа через остии проникает в сердце; у пчел и, без сомнения, у других видов насекомых насасывание происходит более энергично в заднем участке сердца, обладающем толстой мышечной стенкой (Фрейденштейн, 1928). Расширение сердца происходит вследствие эластичности поддерживающих его волокон и связок. Кроме того, перикардиальная диафрагма насекомых обращена выпуклостью вверх, и поэтому при сокращении крыловидных мышц ограниченный ею синус расширяется и гемолимфа насасывается в околосердечное пространство как раз к моменту диастолы (Грабер, 1873; Пантель, 1898; де Синети). Иногда крыловидные мышцы, не изменяя положения мембраны, лишь поддерживают ее в состоянии напряжения, что вызывает натяжение связок, подвешивающих сердце, и также способствует его диастоле (поденки, плавунцы, пчелы—Поповичи-Базноцану, 1910; Броше, 1922; Фрейденштейн, 1928). Когда сердце заполняется гемолимфой, в стенке его возникает волна сокращений, которая движется от заднего участка этого органа к переднему и проталкивает гемолимфу по направлению к голове. Вследствие этого в переднем участке тела насекомого давление возрастает и гемолимфа устремляется к заднему концу тела. *Скорость распространения* волны сокращения очень различна. У личинок жука *Lucanus cervus* поздних стадий развития при температуре 18° сердце пульсирует 12—20 раз в 1 мин. и волны сокращения продвигаются со скоростью

19,5—44,5 *мм/сек* (Лаш, 1913). У личинок *Corethra* при 17—18° происходит 15—16 пульсаций в 1 мин., а волна сокращений проходит не больше 1 *мм/сек*, причем вдоль спинного сосуда могут одновременно пробегать три волны сокращения (Тзонис, 1936). Сердце зародыша тутового шелкопряда начинает пульсировать за два дня до проникновения воздуха в трахеи, но биение его очень замедленно и направление передвижения волн сокращений неизвестно. При проникновении воздуха в трахеи пульсация сердца упорядочивается и продвижение волн сокращений по направлению к переднему концу становится совершенно отчетливым (Йокояма, 1932).

СОКРАЩЕНИЯ СЕРДЦА

На кривой сокращений сердца *Periplaneta americana*, полученной методом оптической регистрации (рис. 23), можно различить три участка: 1) крутой подъем во время систолы, 2) еще более крутое падение в начале диастолы,

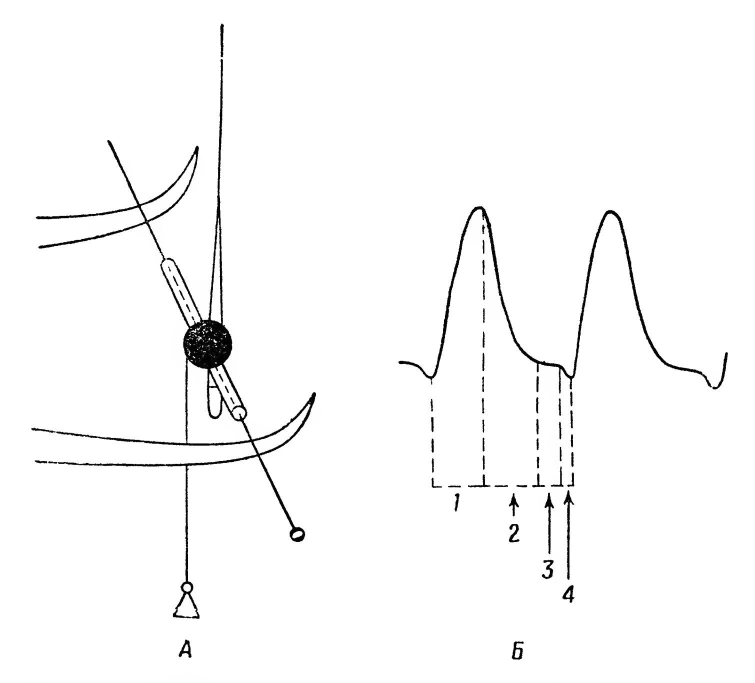


Рис. 23. Установка Егера для оптической регистрации сокращений сердца.

А—полоска бумаги, проходящая под сердцем, соединена нерастяжимой нитью с шариком воска, в котором закреплена заостренная и закопченная спичка; шарик со спичкой может колебаться вокруг оси иглы, проходящей сквозь стеклянную трубку. Концы иглы покоятся на ножках обычного пинцета. При помощи микроскопа увеличивают и регистрируют смещение спички в вертикальной плоскости. *Б*—кривая сердечных сокращений, записанная этим способом. *1*—систола; *2*—диастола; *3*—диастазис; *4*—предсистола.

становящееся более пологим к концу последней (продолжительность систолы и диастолы почти одинакова), 3) наконец, падение кривой во время предсистолы, вызываемое, очевидно, давлением регистрирующего рычажка на сердечную мышцу. Сердце таракана, погруженное в физиологический раствор соответствующего состава, может пульсировать в течение 8 час. в том случае, если среда хорошо аэрируется, содержит глюкозу и температура ее не ниже 26°. У личинок сердце пульсирует быстрее; амплитуда и частота его сокращений колеблются больше, чем у взрослых насекомых (Егер).

Электрокардиограммы сердца *Melanoplus* крайне многообразны, и при современном состоянии наших знаний их очень трудно истолковать и идентифицировать с волнами, обычно отмечаемыми на кардиограммах сердца позвоночных (Кречителли и Джен, 1938).

Частота сокращений. У насекомых частота сокращений сердца легко меняется под влиянием различных факторов. Прежде всего, она зависит от *возраста* насекомого. У сиреневого бражника (*Sphinx ligustri*) сердце дает 82 сокращения в 1 мин. у гусеницы 1-й стадии, 89—2-й, 63—3-й, 45—4-й и 39 сокращений перед самым окукливанием. Перед каждой линькой, в периоды покоя и голодания, частота сокращений падает до 30 ударов в 1 мин. У куколок она не превышает 10—20 ударов в 1 мин., а во время зимней диапаузы пульсация полностью прекращается (Ньюпорт, 1836). Скорость пульсаций возрастает при повышении *температуры* окружающей среды (Крозье и Федериги, 1925; Фриз, 1928; Штейнер, 1932) и усилении *активности* насекомого. У бабочки *Sphinx* в состоянии покоя она равна 40—50 сокращениям в 1 мин., а в состоянии активности—110—140 сокращениям в 1 мин. (Ньюпорт, 1845). У насекомых с *более интенсивным обменом* сердце пульсирует быстрее; дыхательный обмен личинок *Baetis rhodani*, обитающих в проточных водах, в 3—4 раза превышает дыхательный обмен личинок *Cloëon dipterum*, живущих в прудах, и частота сердечных сокращений у них так же относится, как 3 : 1 (Фокс и Симмондс, 1933).

Изменение направления передвижений волн сокращений. Все камеры сердца пульсируют с четким автоматизмом, особенно заметным в заднем участке этого органа; именно в нем и возникают волны сокращения, перемещающиеся к переднему участку сердца. Однако у некоторых насекомых, например у гусеницы тутового шелкопряда за 48 час. до окукливания и у взрослой особи, волны сокращения через определенные промежутки времени начинают перемещаться в обратном направлении (Джерольд, 1933). Такое явление наблюдается у куколок и взрослых особей двукрылых, жесткокрылых, чешуекрылых и перепончатокрылых. Его объясняют чисто механическими причинами, например закупоркой остий дегенерирующими жировыми клетками (*Galerucella*—Поярков, 1910). Возможно также, что направление циркуляции гемолимфы нарушается вследствие накопления гистолизированных тканей, что вызывает повышение давления в голове насекомого и возникновение обратной перистальтики сердца (*Saturnia*—Тирелли, 1936). Однако эти гипотезы неубедительны, так как в изолированном сердце куколки также происходят периодические изменения в направлении волн сокращений. Следовательно, дело идет о действительном *нарушении автоматизма*, причем его можно вызвать экспериментальным путем, например у тутового шелкопряда (*Bombyx mori*—Йокояма, 1932) нагреванием переднего участка сердца или закрыванием последней пары дыхалец, а у таракана *Periplaneta* (Егер и Хендриксон, 1933)—инъекцией винилметилкетона. Функциональное преобладание заднего участка сердца связывают также с особым обилием трахей в этом отделе, например у гусениц тутового шелкопряда, у которых изменение направления волн сокращений наблюдается очень редко; у куколок же, наоборот, в этом участке сердца трахей очень мало. У взрослых особей тутового шелкопряда изменение направления волн сокращений происходит через правильные промежутки времени и трахеи многочисленны как у переднего, так и у заднего участка сердца (Йокояма, 1932).

Автоматизм сердца. *Миогенная теория.* Многие авторы считают, что сокращения сердца чисто миогенного происхождения; действительно, ни у нимф стрекозы *Aeschna* (Заварзин, 1910) и *Anax*, ни у клопа *Belostoma* (Малеф,

1935) не удалось обнаружить ганглионарных клеток или связанных с сердцем нервов; сердце *Dytiscus* продолжает сокращаться и после того, как его разрежут на несколько частей (Дювэ, 1936). Распространение волн сокращений, повидимому, происходит чисто мышечным путем, так как оно наблюдается и на отдельных фрагментах сердца при условии, что в последних сохранился хотя бы кусочек миокарда (Дюбюиссон, 1930).

Нейрогенная теория. Однако некоторые виды насекомых, например *Periplaneta* (Штейнер, 1932; Александрович, 1926), обладают системой связанных с сердцем нервных клеток. При помощи формулы Крозье (устанавливающей путем измерения действия температуры на течение биологического процесса, принадлежит ли в нем преимущественная роль нервной системе) можно доказать, что у *Periplaneta* автоматизм сердца нейрогенного происхождения. Возбуждение исходит из ганглионарных клеток, расположенных в боковых нервах сердца, и движется от заднего конца его к переднему. Брюшная нервная цепочка не принимает участия в этом процессе (Штейнер, 1932). Ацетилхолин ускоряет пульсацию сердца у *Melanoplus* (Гамильтон, 1939), *Apis* и *Periplaneta* (Проссер, 1942); факт, подтверждающий нейрогенную теорию.

Было бы чрезвычайно интересно испытать на таракане действие атропина, кураре и мускарина, обычно возбуждающих нервную систему сердца, и аконитина, влияющего главным образом на мышцы. Действие этих веществ было исследовано лишь на личинках *Corethra* (Догель, 1877).

Роль крыловидных мышц. Считается, что у насекомых пульсация сердца обусловливается сокращением или эластическим напряжением крыловидных мышц. Однако этому утверждению противоречат как результаты работ Егера по раздражению мышц фарадическим током, так и тот факт, что перерезка этих мышц у *Dytiscus* лишь замедляет пульсацию (с 30—70 до 15 сокращений в 1 мин.), не останавливая ее полностью (Дювэ, 1931; Грабер, 1873; Поповичи-Базноцану, 1906). У пчел сердце продолжает работать и после полной перерезки перикардиальной перегородки (Поповичи-Базноцану, 1910). Однако у нимф *Anax* пульсация сердца происходит только при наличии поддерживающей этот орган спинной связки (Малеф, 1935).

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА СОКРАЩЕНИЯ СЕРДЦА

Возбуждение нервной системы. Сердце иннервируется нервами двух типов: 1) нервом, выходящим из парных кардиальных узлов, связанных со стоматогастрической нервной системой; 2) нервами от сегментных ганглиев брюшной нервной цепочки (Заварзин, 1910; Кувана, 1932). У таракана от спинной поверхности сердца отходят, по всей вероятности, чувствительные нервные волокна, которые, сливаясь, образуют парные боковые нервы, проходящие вдоль сердца и дающие ответвления к миокарду, крыловидным мышцам и (у *Periplaneta*) сегментарным кровеносным сосудам. Нервные клетки, располагающиеся вдоль этих нервов, составляют автономную нервную систему (Александрович, 1916). Однако у других видов насекомых не удалось обнаружить ни нервных клеток, ни ганглиев, специально связанных с сердцем (Кувана, 1932; Заварзин, 1910; Малеф, 1935). Парные боковые нервы проводят импульсы, исходящие из мозга. У насекомых, как и у высших животных, повышение общей активности меняет ритм работы сердца. У саранчевых (Маршаль, 1910) и личинок *Lucanus* (Лаш, 1913) пульсацию сердца можно остановить электрическим раздражением мозга. Раздражение фарадическим током нервной цепочки в области шеи вызывает у обезглавленного таракана ускоренную пульсацию сердца, причем возбуждение передается одновременно боковыми нервами и нервной цепочкой (Штейнер, 1932).

Раздражение электрическим током. Раздражение сердца слабым индукционным током ускоряет работу сердца, а сильным—замедляет ее. При раздражении этим током сердца в начале диастолы возникают *экстрасистолы*, которые могут налагаться друг на друга, если раздражение производилось точно в начале указанной фазы. Экстрасистолы могут сопровождаться длительной диастолической паузой, которую неудачно называют фазой *компенсаторного покоя*. У насекомых, точно так же как и у позвоночных животных, рефрактерное состояние сердца возникает только в начале систолы и никогда не наблюдается в течение ее. Раздражение электрическим током во время самой систолы может также вызвать появление экстрасистол, однако не сопровождающихся фазами компенсаторного покоя. При быстро следующих друг за другом раздражениях у насекомых может возникнуть тетаническое сокращение всего сердца, тогда как у позвоночных животных отдельные сокращения никогда не сливаются полностью и обычно наблюдается лишь неполный тетанус (перебои сердца). Кроме того, сердце насекомого после тетанических сокращений может вернуться к своему нормальному ритму (иногда вслед за посттетаническим покоем), тогда как сердце позвоночных обычно перестает сокращаться. Раздражение индукционным током не вызывает сокращения крыловидных мышц, и, следовательно, диастола обусловливается не ритмичным сокращением последних, а особой эластичностью миокарда (Егер, 1939).

Что касается механических раздражений, то, в зависимости от их силы, они могут вызывать более или менее интенсивные сокращения сердца.

Концентрация среды и различных ионов. Изолированное сердце сверчка *Gryllulus domesticus* в растворе Егера с глюкозой (см. ниже) продолжает сокращаться в течение нескольких часов. Растворы, в которых отношение Na/K ниже 8, почти мгновенно вызывают остановку сердца сверчка в состоянии систолы. При полном отсутствии K сердце останавливается в состоянии диастолы примерно через 1 час. Если отношение Na/K колеблется в пределах 8—16, частота сокращений сердца увеличивается, но уменьшается их амплитуда. Быстрая остановка сердца в диастоле происходит в том случае, когда отношение Na+K/Ca ниже 3. Растворы с полным отсутствием Ca останавливают сердце этого насекомого лишь после 20 мин. действия. Растворы, в которых отношение Na+K/Ca колеблется между 39 и 3, вызывают замедление ритма работы сердца и уменьшение амплитуды его сокращений. Вызывающее систолу действие K не снимается добавлением Ca в тех случаях, когда отношение Na/K ниже 3.

Физиологический раствор удвоенной концентрации останавливает сердце *Gryllulus* в диастоле; остановка же в состоянии систолы происходит в средах, концентрация которых значительно ниже нормальной. Гипертонические растворы (в указанных пределах) замедляют ритм и увеличивают амплитуду сокращений сердца, а гипотонические (неблагоприятное действие которых значительно сильнее) вызывают обратный результат (Бержерар, 1947). Что касается влияния температуры и концентрации различных ионов на частоту сокращений сердца *Gryllulus*, то установлено, что в растворах с высоким содержанием K первые сокращения сердца появляются при температуре выше нормальной. Максимальная частота пульсации также отмечается при высоких температурах. Растворы с повышенным содержанием Ca и Mn оказывают противоположное действие; подобные же результаты получены на сердце улитки и лягушки (Бержерар и Рейнберг, 1947).

Яды. У *Periplaneta* добавление к перфузионной жидкости небольших количеств никотина вызывает стимуляцию сокращений сердца без последующего торможения; при средних концентрациях никотина сначала возникает

стимуляция, затем торможение; при высоких концентрациях стимуляция заканчивается полным параличом. Влияние никотина проявляется отчетливее у взрослых насекомых. Как стимуляция, так и торможение обратимы. При высоких концентрациях никотина у взрослых особей *Periplaneta* сердце останавливается в систоле, у личинок—в диастоле; этот яд, очевидно, действует не на мышцы сердца, а на его ганглионарную систему. Под влиянием 2-процентного раствора ацетона частота сокращений сердца не изменяется; более высокие концентрации ее уменьшают. Тиоцианаты алифатического ряда при концентрации 0,0006% оказывают тормозящее действие, причем из этой группы соединений наиболее активным является триметилентиоцианат; вещества из группы метилов действуют сильнее, чем этилы; тиоцианаты, вероятно, повышают тонус крыловидных мышц (Егер, Хиджер, Стралей, 1936).

У других видов насекомых, не обладающих автономной нервной системой сердца, как, например, у личинки *Corethra* (Догель, 1877), аконитин (действующий на мышцы) ускоряет пульсацию сердца в малых дозах и замедляет ее в больших; подобным же образом действуют аммиак, эфир, щавелевая и карболовая кислоты. Мускарин, кураре и стрихнин, влияние которых на нервную систему хорошо известно, в данном случае не оказывают никакого действия; вератрин, атропин, этиловый спирт, хлороформ, хлоралгидрат, CO_2, CO и H_2S тормозят работу сердца.

Сердце саранчевых (*Dissosteira*, *Melanoplus*) выдерживает действие паров эфира не больше 3 час. (Уоллинг, 1906).

Газы. Изолированное сердце насекомого, помещенное в атмосферу *углекислого газа*, мгновенно останавливается; оно может оставаться в таком состоянии в течение 2 дней и вновь начинает пульсировать при перенесении в атмосферу чистого воздуха. Окись углерода более ядовита, и вызываемые ею повреждения не так легко обратимы. Под влиянием *чистого водорода* пульсация сердца, так же как и дыхание, тормозится на протяжении нескольких часов; затем оба процесса восстанавливаются и могут продолжаться в атмосфере этого газа в течение 4 дней. В чистом кислороде сердце насекомых сокращается в течение столь же продолжительного времени, как и на воздухе, но ритм его работы изменяется и периоды покоя чередуются с усиленными сокращениями (Уоллинг, 1906). У тутового шелкопряда закупорка 7 последних пар дыхалец вызывает остановку сердца (Йокояма); погружение нимф *Cloëon* в воду, насыщенную углекислым газом, приводит к такому же результату (Фокс, 1933). Следует добавить, что сердце насекомых продолжает работать при атмосферном давлении выше и ниже нормального.

Температура. Сердце саранчевых (*Dissosteira*, *Melanoplus*), повидимому, хорошо переносит высокую температуру, так как в течение некоторого времени оно может сокращаться при 60°; пульсация прекращается при 0°. Однако в продолжение получаса сердце может выдержать температуру —30°, а может быть, и еще ниже (Уоллинг, 1906). У *Doryphora* частота пульсаций прямо пропорциональна изменению температуры (Бюснель, 1939).

ФИЗИОЛОГИЯ ДОБАВОЧНЫХ СЕРДЕЦ

Этот раздел физиологии насекомых изучен еще очень слабо. Сокращения добавочных сердец совершенно не связаны с пульсацией сердца (Дебессье, 1936). Частота сокращений добавочных сердец увеличивается под влиянием повышения температуры; мезотергальный орган *Macroglossa* сокращается 10—12 раз в 1 мин. (с частыми паузами) при покое, 75 раз— при возбуждении насекомого и еще чаще, когда насекомое готовится к полету (Броше, 1922). О нервной регуляции работы добавочных сердец ничего не известно.

ГЕМОЛИМФА

Хотя гемолимфа насекомых и не выполняет дыхательной функции крови позвоночных, все же ее физиологическая роль не менее важна; она уносит продукты выделения и доставляет питательные вещества различным органам. Тем не менее полное обескровливание, вызывающее у высших животных смерть от асфиксии, не оказывает сколько-нибудь серьезного действия на насекомых; как мы увидим ниже, объем гемолимфы у них может колебаться в очень широких пределах. Влияние обескровливания на организм насекомого можно сравнить лишь с действием голодания и задержки мочи у позвоночных животных, которое они способны переносить в течение значительно более длительного времени, чем асфиксию. У насекомых гемолимфу берут путем пункции или перерезки конечности (у *Lepidoptera*).

У взрослых жуков при отрывании крыла или надкрыльев вытекает довольно большое количество гемолимфы. Гемоциты отделяют от плазмы гемолимфы центрифугированием последней под слоем вазелинового масла.

ДАВЛЕНИЕ ГЕМОЛИМФЫ

Измерение давления гемолимфы внутри организма. Для измерения давления гемолимфы насекомых невозможно просто соединить манометр с полостью их тела, так как вследствие малых размеров этих животных малейшее прободение стенки их тела ведет к падению давления до 0. Следовательно, во избежание этой помехи необходимо применять специальное приспособление, изготовляемое следующим образом. На стеклянной трубке выдувают маленький пузырек и затем, растягивая ее за оба конца, придают пузырьку форму эллипса. На пламени газовой микрогорелки нагревают в одной точке стенку пузырька так, чтобы она слегка продавилась внутрь и пузырек приобрел некоторое подобие ложки. Прилегающий к пузырьку участок трубки вытягивают, следя за тем, чтобы он не оказался слишком гибким. Наконец, пузырек заполняют водой, предварительно припаяв к нему капилляр, в котором можно будет наблюдать перемещение заполняющей жидкости. Изменение давления от 20 до 30 *см* вод. ст. не должно вызывать смещения мениска, в этом случае система будет изометрической. Перемещение конца капилляра[1] наблюдают под большим увеличением микроскопа или же по его отброшенному на экран увеличенному изображению, на которое накладывают градуированную шкалу. Заметные смещения конца капилляра отмечаются при изменении давления в 5 *мм* вод. ст. Затем пузырек наполняют прокипяченным солевым раствором (во избежание образования пузырьков воздуха) и соединяют, как показано на рис. 24, с содержащим этот раствор сосудом, что позволяет изменять давление в пузырьке. Наконец, при помощи трехходового крана (*3*), пузырек соединяют с тонкой иглой для инъекций, насаженной на трубку (*4*). Посредством присоединенного манометра можно, изменяя давление в пузырьке на определенную величину, установить соответствующие ему смещения конца капилляра, которые пропорциональны изменению давления между 0 и 30 *см* вод. ст. При работе сначала открывают краны *1*, *2* и *3*, чтобы полость иглы сообщалась с пузырьком. Закрывая краны два-три раза, проверяют, возвращается ли конец капилляра к исходному положению (причем, во избежание испарения жидкости, кончик иглы во время этой операции погружают в воду). Наконец, открывают кран *1* таким образом, чтобы из кончика иглы выступила капля жидкости, и вводят иглу насколько

[1] В описании прибора пропущено важное указание на то, что при изменении давления внутри пузырька кривизна его вдавленной стенки уменьшается, вследствие чего поднимается конец капилляра.—*Прим. ред.*

возможно быстро в тело насекомого. Затем кран *1* закрывают; конец капилляра тотчас же опускается и останавливается обычно значительно ниже 0; этот уровень и определяет внутреннее давление в теле насекомого (Пиккен, 1936). Измерения внутреннего давления насекомых до настоящего времени проводились при помощи недостаточно надежных методов. Повидимому, оно крайне изменчиво и несколько выше давления окружающей среды.

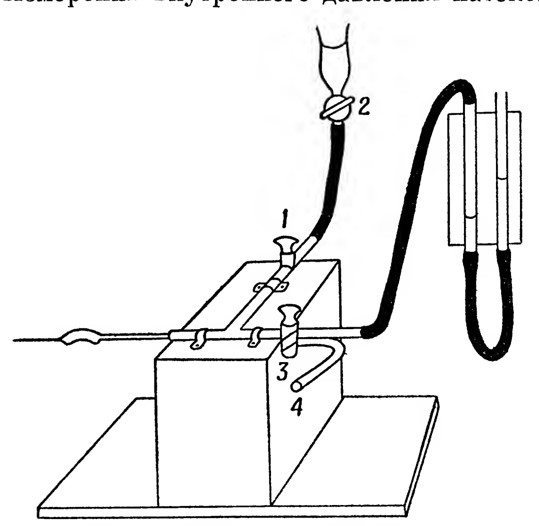


Рис. 24. Прибор Пиккена для измерения давления гемолимфы очень мелких насекомых. Объяснение дано в тексте. (Из Пиккена, 1936.)

ОБЪЕМ ГЕМОЛИМФЫ[1]

Приведем описание методов (к сожалению, трудоемких и ненадежных) измерения объема гемолимфы у таракана. После взятия пробы гемолимфы, в которой подсчитывают число гемоцитов на 1 *см*³, насекомому впрыскивают определенное количество разбавляющей жидкости и затем снова производят подсчет клеток в пробе гемолимфы. По уменьшению числа гемоцитов можно определить общий объем гемолимфы насекомого. По другому способу у насекомого поочередно удаляют все конечности и выступающие при этом капли гемолимфы собирают на кусочек фильтровальной бумаги, которую тотчас же взвешивают; легкий массаж пальцем ускоряет вытекание гемолимфы.

Однако значительно легче определять относительные изменения объема гемолимфы. Так, например, у личинки *Periplaneta fuliginosa* (Егер и Таубер, 1932) объем гемолимфы больше, чем у взрослого насекомого. Подобное соотношение обычно также у *Holometabola*. Впрочем, у личинок объем плазмы гемолимфы сильно возрастает после кормления, причем тело их раздувается и становится упругим; наоборот, во время голодания тело сморщивается. Из тела личинок комаров *Culex* и *Aëdes* капиллярной пипеткой можно отсосать до 0,3—0,4 *мм*³ гемолимфы (Уигглсуорз, 1938). У тутового шелкопряда в течение первых 6 дней после окукливания объем гемолимфы остается неизменным, затем он резко уменьшается, вновь устанавливается на определенном уровне до момента вылупления насекомого из кокона и опять быстро уменьшается (Флоркен).

У личинок пчел вес гемолимфы составляет 25—30% общего веса тела (Бишоп, 1923), у гусениц разных видов бабочек—20—40%, у *Blatta*—только 5—6% (Егер и Таубер, 1932).

УДЕЛЬНЫЙ ВЕС ГЕМОЛИМФЫ

Согласно имеющимся скудным данным, удельный вес гемолимфы у личинок рабочей пчелы поздних стадий развития равен 1,045 (Бишоп, 1923), у гусениц *Deilephila euphorbiae*—1,03 (Геллер, 1932). Удельный вес плазмы у плавунца составляет 1,025 и у водолюба—1,027 (Баррат и Арнольд, 1911).

[1] На протяжении этой главы мы будем часто пользоваться данными, заимствованными из обзора Тимон-Давида (1940).

ОСМОТИЧЕСКОЕ ДАВЛЕНИЕ ГЕМОЛИМФЫ

Измерение осмотического давления в очень малых количествах жидкости. Изготовляют капиллярные трубки диаметром 1 *мм* и длиной 7 *см*. В каждый капилляр вводят по 4 капли определенного раствора, например раствора сахара известной концентрации, и по 3 капли исследуемой жидкости (рис. 25). Капли жидкости отделяют друг от друга пузырьками воздуха. Закрыв концы трубок, их закрепляют пластелином на предметном стекле и погружают в наполненную водой чашку Петри. Измеряют длину столбиков, образованных 2 каплями стандартного раствора и 3 каплями исследуемой жидкости, и при помощи окуляр-микрометра повторяют измерения в течение 30 час. Упругость паров у капель с низким осмотическим давлением больше, чем у капель с более высоким осмотическим давлением; поэтому пары воды из капель с низким осмотическим давлением переходят в капли с высоким давлением, увеличивая, таким образом, размер последних, тогда как первые при этом уменьшаются. Когда длина столбика всех капель перестает изменяться, это означает, что давление в них стало одинаковым. В качестве стандартного раствора можно применять 1 н. раствор сахарозы, разведенный дестиллированной водой до концентрации 34,2%. Его осмотическое давление при температуре около 20° равно 24 *атм*. Путем разведения этого раствора приготовляют растворы с осмотическим давлением 12, 10, 9, 7 и так далее атмосфер (метод Барже-Раста).

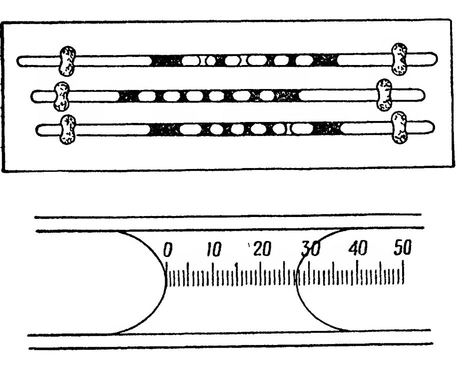


Рис. 25. Прибор Барже-Раста для измерения осмотического давления гемолимфы. Объяснение дано в тексте.

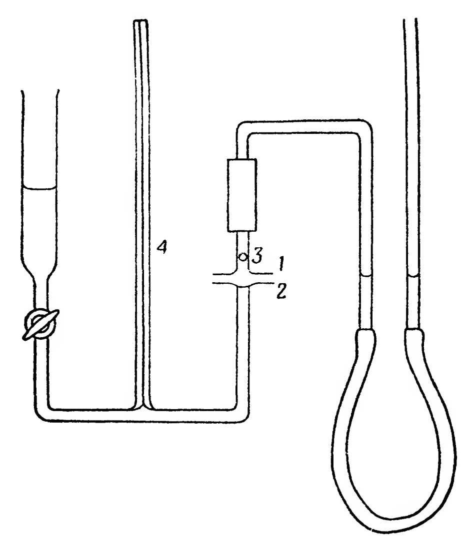


Рис. 26. Прибор Пиккена для измерения осмотического давления коллоидов в очень малых количествах жидкости. Объяснение дано в тексте. (Из Пиккена, 1936.)

Измерение осмотического давления коллоидов (Пиккен, 1936). В сконструированном для этой цели приборе, изображенном на рис. 26, поверхности дисков *1* и *2* должны быть строго выровнены. На поверхность *2* последовательно накладывают серебряный диск с отверстиями, каучуковую прокладку, коллодиевую пленку с порами примерно 0,05 μ и вторую каучуковую прокладку; зажимают края дисков *1* и *2* и пипеткой и фильтровальной бумагой через отверстие *3* осторожно удаляют малейшие следы солевого раствора поверх коллодиевой пленки. Затем на пленку помещают каплю исследуемого раствора, для предохранения его от испарения в отверстие *3* вводят кусочек ваты, пропитанной солевым раствором, и отверстие *3* замазывают

пластелином. Манометр устанавливают таким образом, чтобы получить избыточное давление, и при помощи микроскопа (по приставленной шкале) отмечают уровень жидкости в капилляре *4*. В течение 5 час. повторяют измерения каждые 30 мин., изменяя давление в манометре до тех пор, пока мениск в капилляре *4* не установится неподвижно. Разность между показанием манометра и капилляра представляет собой величину осмотического давления коллоидов исследуемой жидкости.

Общее осмотическое давление крови (гемолимфы) у насекомых выше, чем у млекопитающих. У многих видов насекомых осмотическое давление гемолимфы определяли также при помощи метода криоскопии, однако современные исследователи предпочитают пользоваться более точным, вышеописанным методом капиллярных трубок (метод Барже-Раста).

Перепончатокрылые. Имеющиеся в литературе данные касаются главным образом гемолимфы пчел (Бишоп, 1925). Молекулярная концентрация гемолимфы пчел у личинок составляет $\Delta = 0{,}86$, на 2-й день окукливания $\Delta = 0{,}80$, на 3-й день окукливания $\Delta = 0{,}75$. Понижение точки замерзания обусловливается главным образом присутствием аминокислот. У самцов *Apis* и шершня *Vespa crabro* осмотическое давление гемолимфы соответственно равно 11,3 и 10—11 *атм* (Роушаль, 1940).

Чешуекрылые. Осмотическое давление у форм, питающихся сухими веществами, как, например, *Ephestia elutella*, выше (13,6 *атм*), чем у гусениц, пища которых содержит много влаги, как, например, *Saturnia pyri* (9,4 *атм*) или *Bombyx mori* (Роушаль, 1940). У различных рас тутового шелкопряда величина Δ гемолимфы сильно колеблется; у зрелых гусениц белой расы она равна 0,44, у желтой—0,49 (Пигорини, 1930).

Жесткокрылые. Имеющиеся данные об осмотическом давлении гемолимфы жесткокрылых приведены ниже (в *атм*):

Calandra granaria	13—15	(Роушаль, 1940)
Tenebrio (личинка)	11,8	То же
Dytiscus marginalis	9,1	» »
Timarcha	8,9	» »
Hydrous piceus	6,9	» »
Dytiscus circumcinctus . . .	6,7	(Бэкман)
Acilius sulcatus	5,9	»

Полужесткокрылые. У клопа *Pyrrhocoris apterus* осмотическое давление гемолимфы примерно такое же, как и у таракана *Blatta*. У *Nepa*, *Ranatra*, *Notonecta* и *Naucoris* осмотическое давление гемолимфы такое же, как и у личинок *Libellula* (7,5 *атм*) и на 2—3 *атм* ниже, чем у наземных полужесткокрылых.

Прямокрылые. У саранчевых, питающихся растениями с высоким осмотическим давлением клеточного сока, осмотическое давление гемолимфы не намного выше, чем у хищных саранчевых. У *Carausius* осмотическое давление гемолимфы чрезвычайно низко; такое низкое давление наблюдается лишь у водяных насекомых. Осмотическое давление коллоидов у *Mantis* равно 5 *см* вод. ст., а у человека—30—40 *см* (Мейер, 1934).

Осмотическое давление гемолимфы и биотоп. У насекомых, живущих в совершенно различных условиях, осмотическое давление гемолимфы почти одинаково. Наиболее низкое давление, примерно 7 *атм*, наблюдается у назем-

ных членистоногих, но даже у насекомых, обитающих в очень сухих местах, оно не поднимается выше 15 *атм* (личинки мучного хрущака, вощинная моль). Однако такое же осмотическое давление обнаружено и в гемолимфе мокриц, обитающих в очень влажных местах. Величина осмотического давления не зависит также от питания насекомого, и мы уже отмечали, что осмотическое давление гемолимфы *Locustidae* и некоторых *Acridiidae* почти одинаково. Очевидно, различия в осмотическом давлении гемолимфы обусловливаются другими, еще не известными нам факторами, и мы не в состоянии, например, истолковать причину чрезвычайно низкого давления у палочника *Carausius*.

ОСМОТИЧЕСКОЕ ДАВЛЕНИЕ ГЕМОЛИМФЫ У РАЗЛИЧНЫХ ПРЯМОКРЫЛЫХ (в *атм*)

Psophus stridulus	12,5
Calliptamus	11,8
Anacridium aegyptium	11,5
Oedipoda coerulescens	11,3
Truxalis nasuta	10,9
Chrysochraon brachypterum	10,6
Oedipoda miniata	10,5
Gryllotalpa	10,1
Periplaneta orientalis	9,15
Decticus verrucivorus *Locusta viridissima*	9,2

СРЕДНЕЕ ОСМОТИЧЕСКОЕ ДАВЛЕНИЕ КРОВИ У РАЗЛИЧНЫХ ЖИВОТНЫХ (в *атм*)

Наземные ракообразные	14
Скорпионы	10,8
Насекомые	10,5
Земляной червь	9
Двупарноногие	6,8
Моллюски	5

(Роушаль, 1940)

Регуляция осмотического давления гемолимфы. У *Sigara* (насекомого, живущего в солоноватых водах крайне различной концентрации) возможна некоторая степень регуляции осмотического давления гемолимфы. Это явление наблюдается, в частности, у *Sigara lugubris*, обитающих в водоемах, содержащих от 5 до 18$^0/_{00}$ хлористого натрия. В этих пределах Δ их гемолимфы удерживается на —0,7°, что соответствует раствору NaCl концентрацией 12$^0/_{00}$. Однако если концентрация среды оказывается ниже 8$^0/_{00}$, т. е. ниже физиологического предела, молекулярная концентрация гемолимфы этих насекомых возрастает. Личинки значительно чувствительнее к изменениям среды, чем взрослые насекомые. У других же видов этого рода (*Sigara distincta* и *S. fossarum*), обитающих в пресных водах, регуляция отсутствует и осмотическое давление гемолимфы меняется соответственно изменению солености окружающей среды. С явлением регуляции осмотического давления связано и поглощение O_2; оно поднимается выше оптимума как в разбавленной, так и в более концентрированной среде. Подобные изменения метаболизма давно известны. По мнению некоторых авторов, у ракообразного *Carcinus moenas*, также обладающего способностью регуляции осмотического давления крови, изменение метаболизма обусловливается увеличением гидратации тканей, всегда связанного с повышением метаболизма. Этот процесс вызывает понижение проницаемости покровов, вследствие чего уменьшается проникновение воды и тем самым осуществляется регуляция.

Другие же авторы считают, что гидратация тканей не влияет на проницаемость покровов тела и клетки активно поддерживают соответствующую концентрацию гемолимфы, вероятно, путем изменения процессов выделения; при этом происходит затрата энергии и обмен повышается (Клаус, 1938).

У личинок *Aëdes aegypti* и других видов комаров в процессе регуляции осмотического давления гемолимфы большую роль играют *анальные сосочки*, которые являются единственным участком в покровах, проницаемым для воды (а также для NaCl). Вода непрерывно проходит через эти образования и попадает в гемолимфу, а затем выводится мальпигиевыми сосудами (Уигглсуорз, 1933). Анальные сосочки могут извлекать NaCl даже из сильно разведенных растворов (0,001 *M*). При разрушении сосочков этот процесс полностью прекращается. Однако поглощение NaCl является не пассивным процессом, а настоящей секрецией, происходящей в направлении, противоположном градиенту осмотического давления (Кох и Крог, 1936). Размеры сосочков различны и зависят от солености среды; они очень велики у личинок, обитающих в мало соленых водах, и сильно редуцированы у личинок, живущих в водоемах с высокой концентрацией солей. Если личинок комаров, выращенных в среде с высоким осмотическим давлением, перенести в разведенный раствор (рис. 27), то их способность поглощать хлориды оказывается очень слабой (Уигглсуорз, 1938). В нормальных условиях осмотическое давление гемолимфы личинок *Aëdes aegypti* и *Culex pipiens* соответствует осмотическому давлению раствора NaCl концентрацией 7,5—8,9‰, тогда как парциальное давление хлоридов в среде равно лишь 2,8—3,0‰. В гипертонических растворах, начиная с концетрации NaCl 16‰, эти личинки погибают вследствие резкого увеличения осмотического давления гемолимфы. В сильно разведенных средах и даже в дестиллированной воде они, напротив, нисколько не страдают и их общее осмотическое давление лишь слегка понижается (от 7,5—8,9 до 6,5—7,0‰), тогда как парциальное давление хлоридов падает очень резко (от 3,0 до 0,5‰). Повидимому, недостаток хлоридов компенсируется растворением других веществ, вероятнее всего—аминокислот (Уигглсуорз, 1938). Личинки *Aëdes*, живущие в дождевой воде, переносят более низкое содержание хлоридов, чем личинки *Culex*. Личинкам *Chironomidae*, у которых NaCl поглощается анальными сосочками, для осуществления этого процесса, очевидно, необходимо наличие кислорода; при его отсутствии прекращается поглощение ионов неорганических веществ (Эр, 1942).

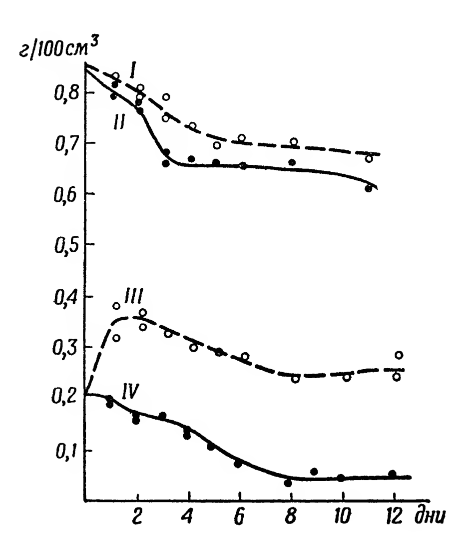


Рис. 27. Влияние голода на осмотическое давление и содержание хлоридов в гемолимфе личинок *Aëdes*, помещенных в водопроводную и дестиллированную воду.

I и *II*—осмотическое давление; *III* и *IV*—содержание хлоридов. Пунктирная линия—в водопроводной воде, сплошная линия—в дестиллированной воде. По ординате отложена концентрация NaCl. (Из Уигглсуорза, 1938.)

У личинок *Aëdes detritus* и некоторых видов *Chironomidae* сосочки очень малы и непроницаемы для воды; покровы их тела также непроницаемы как для воды, так и для солей. У личинок этих насекомых регуляция осмотического давления гемолимфы осуществляется путем поглощения хлоридов в кишечнике и выведения их через мальпигиевы сосуды. Личинки этих

насекомых хорошо переносят весьма значительные колебания осмотического давления среды (Бидл, 1939), что объясняет их приспособляемость к солоноватым водоемам. В средах с содержанием NaCl до 60‰ осмотическое давление гемолимфы этих личинок может сохраняться на уровне 13—14‰ (Уигглсуорз, 1938).

В процессе регуляции содержания хлоридов в гемолимфе может принимать участие и *прямая кишка* насекомого. Экскреты, выделенные непосредственно из мальпигиевых сосудов *Chironomus plumosus* и *Limnophilus flavicornis*, гипо-, гипер- или изотоничны по отношению к гемолимфе, в зависимости от

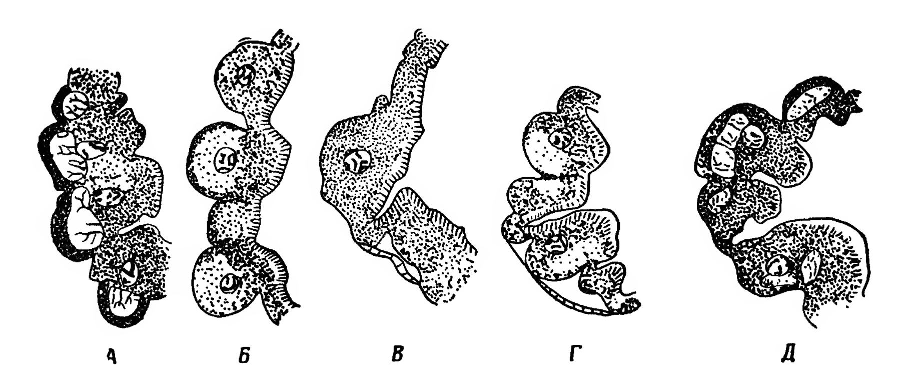


Рис. 28. Гистологические изменения клеток кишечника *Chironomus*, содержащегося в 0,6-процентном растворе NaCl.

А—клетки начинают всасывать жидкость, в них образуются вакуоли; *Б*—четкость границ вакуолей исчезает и последние перемещаются в участки клеток, обращенные в просвет кишечника; *В*—вакуоли исчезают и их содержимое рассеивается; *Г* и *Д*—вакуоли в наружной части клеток. (Из Гарниша, 1935.)

большего или меньшего содержания хлоридов в окружающей среде. Следовательно, мальпигиевы сосуды насекомых не гомологичны почечным клубочкам позвоночных, так как их функция заключается не только в фильтрации, но и в регуляции состава фильтруемой жидкости. Эта регуляция осуществляется путем поглощения хлоридов в прямой кишке (рис. 28), и выводимые наружу экскреты очень бедны названными веществами (Бонэ и Кох, 1942). У *Tenebrio* радиоактивный натрий также поглощается в области прямой кишки (Паттон и Крейг, 1939). Однако в условиях анаэробиоза ректальное поглощение хлоридов тормозится (Эр, 1942).

Некоторые виды *Culicidae* в состоянии асфиксии могут переносить изменение осмотического давления гемолимфы в пределах 0,05—1,1% содержания NaCl. При перемещении их в нормальные условия осмотическое давление гемолимфы возвращается к обычному уровню.

Наконец, отметим, что у *Dytiscus* регуляция осмотического давления проявляется очень слабо; у жуков, погруженных в 3-процентный раствор NaCl, происходит лишь незначительное повышение осмотического давления гемолимфы (Уигглсуорз).

КОНЦЕНТРАЦИЯ ВОДОРОДНЫХ ИОНОВ В ГЕМОЛИМФЕ

На воздухе pH гемолимфы, выделенной из тела насекомого, сильно меняется, особенно в том случае, если в ней остаются обрывки тканей. Поэтому помещение исследуемых органов насекомого в каплю гемолимфы не так безвредно, как это предполагали раньше; для этой цели гораздо лучше использовать забуференные растворы и стараться избегать соприкосновения исследуемых органов с воздухом (Роче и Бекк, 1942). Гемолимфа насекомых обычно

дает кислую реакцию; из 69 изученных видов только у 11 pH был выше 7 (Роче и Бекк, 1942). Величина pH гемолимфы значительно изменяется в течение жизни насекомого.

Чешуекрылые. У чешуекрылых, на которых главным образом изучали pH гемолимфы, можно установить наличие двух типов: *Bombyx mori* и *Deilephila*.

Тип Bombyx mori. На тутовом шелкопряде (*Bombyx mori*) было проведено неисчислимое количество измерений pH гемолимфы, но полученные результаты часто зависели от применяемого метода определения (электрометрического или колориметрического) и колебались в пределах 5,90—7,20. Согласно измерениям, проведенным на очень большом числе особей (Демьяновский, Гальцова и Рождественская, 1932), pH гемолимфы в течение всего развития насекомого, повидимому, колеблется в пределах 6,70—6,80. При каждой линьке наблюдается очень резкое и постоянное понижение pH. У только что вылупившейся гусеницы тутового шелкопряда pH гемолимфы очень высок, а затем постепенно понижается в течение 1-й, 2-й, 3-й и 4-й стадий развития, во время которых наиболее высока кислотность гемолимфы; щелочность гемолимфы увеличивается с начала периода окукливания и, несколько колеблясь, сохраняется на этом уровне; в фазе куколки максимальная кислотность гемолимфы наблюдается на 8-й день. Величина pH гемолимфы изменяется в зависимости от пола насекомого (у самцов реакция гемолимфы всегда более кислая, чем у самок), но кривые изменения pH у обоих полов идут параллельно.

Тип Deilephila. У *Deilephila euphorbiae* кислотность гемолимфы примерно такая же, как и у тутового шелкопряда (в среднем pH 6,4), но она увеличивается к моменту окукливания и, следовательно, вызывается совершенно иными процессами, чем у тутового шелкопряда; *Deilephila* значительно менее изучена, чем тутовый шелкопряд (Геллер).

Перепончатокрылые. У пчел, так же как и у *Deilephila*, pH гемолимфы (6,8) увеличивается во время окукливания (Бишоп, Бриггс и Ронцони, 1923).

Жесткокрылые. У жесткокрылых pH гемолимфы колеблется в зависимости от возраста и вида насекомого в пределах 6,2—7,2. У хищных жесткокрылых pH выше, чем у растительноядных; у молодых особей—ниже, чем у старых. Величина pH не зависит от пола или от условий содержания (Косиан и Спачек, 1934). У взрослых форм наблюдается регуляция pH, и у отдельных особей величина последнего различается не больше чем на 0,1, т. е. колебания такие же, как и у человека; следовательно, механизм регуляции должен быть очень чувствительным (Флоркен).

Буферные свойства гемолимфы мало изучены; у *Anabrus simplex* они достигают максимума при pH 7,2 (Пеппер, Дональдсон и Хастингс, 1941).

ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ГЕМОЛИМФЫ

В настоящее время мы располагаем лишь немногочисленными данными по определению окислительно-восстановительного потенциала гемолимфы у насекомых (рис. 29). У гусениц *Galleria mellonella* окислительно-восстановительный потенциал гемолимфы и тканей близок к 7,0 (Обель и Леви, 1919). У личинок *Phormia regina* в условиях анаэробиоза он приближается к 7,0, а при аэробиозе равен 20,0 или несколько ниже.

У тутового шелкопряда окислительно-восстановительный потенциал гемолимфы (pH 7,0) исследовали при помощи различных индикаторов.

Все испробованные красители восстанавливались в условиях анаэробиоза, за исключением нильского синего, который восстанавливался только через 5 час., да и то лишь частично.

Все индикаторы давали соответствующую реакцию, но продолжительность их восстановления менялась в зависимости от стадии развития насекомого. Восстановительная способность гемолимфы тутового шелкопряда, обратно пропорциональная времени, требуемому для восстановления метиленовой сини, достигает максимума у гусениц последних стадий развития,

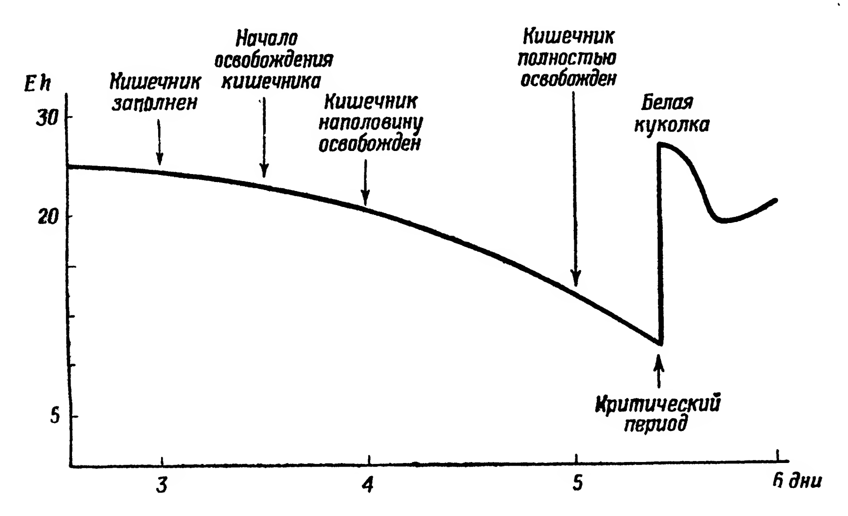


Рис. 29. Изменение окислительно-восстановительного потенциала гемолимфы личинок *Sarcophaga falculata* поздних стадий развития, измеренное потенциометром. (Из Деннелла, 1946.)

но уменьшается задолго до наступления окукливания; она совершенно не зависит от пола. Скорость восстановления не изменяется под действием фенилметана, янтарной кислоты, глюкозы, глицерина, этанола, лимонной, молочной и глутаминовой кислот и формальдегида; следовательно, способность к восстановлению не зависит от наличия дегидразы (Кувана, 1940).

СОДЕРЖАНИЕ НЕОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В ГЕМОЛИМФЕ

Натрий и калий. У растительноядных насекомых, в отличие от позвоночных животных, содержание в гемолимфе калия обычно больше, чем содержание натрия (Бонэ, 1944). У *Pieris brassicae* во время окукливания соотношение между содержанием этих веществ изменяется от 1,32 до 2,44 (Брехер, 1929). У тутового шелкопряда в течение окукливания количество калия и натрия остается постоянным, но так как содержание воды в теле насекомого уменьшается, то концентрация этих веществ увеличивается и между ними устанавливается новое соотношение (Бялашевич и Ландау, 1938). В гемолимфе хищных насекомых количество натрия больше, чем калия (Бонэ, 1944).

Кальций. В гемолимфе куколок чешуекрылых насекомых содержится 0,3% кальция, т. е. в 3 раза больше, чем в плазме крови человека (Бишоп с сотрудниками, 1923—1925; Геллер, 1932; Дрилон, 1935). Такое высокое содержание кальция, очевидно, объясняется накоплением этого вещества в покровах тела, мальпигиевых сосудах и жировом теле насекомых. Возможно, что кальций играет значительную роль в регуляции дыхания (Крюгер, 1926).

Магний. Гемолимфа насекомых чрезвычайно богата магнием; в гемолимфе пчел его содержится в 8 раз больше, чем в крови человека.

Таблица 33

СОДЕРЖАНИЕ МАГНИЯ В ГЕМОЛИМФЕ РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ

Вид	Магний, $^0/_{00}$	Автор
Apis mellifica (личинка и рабочая особь)	0,190—0,220	Бишоп с сотрудниками (1923—1925)
Pieris brassicae (личинка)	1,120	Брехер (1929)
» » (куколка)	0,640	» »
Sphinx pinastri (куколка)	0,560	» »
Deilephila euphorbiae	0,435	Геллер и Мокловская (1930)

В гемолимфе тутового шелкопряда концентрация магния почти так же велика, как и в морской воде (Бялашевич и Ландау, 1938).

Цинк. Хэбер (1916) при помощи спектроскопического метода обнаружил цинк в гемолимфе *Blattella*.

Медь. Медь довольно часто встречается в гемолимфе насекомых, причем примерно в таком же количестве, как и в крови ракообразных (Мутткoвский, 1921). Предполагают, что в гемолимфе насекомых медь содержится в виде соединения типа гемоцианина. Во всяком случае, в гемолимфе личинок пчел кислород растворяется только до тех пор, пока не устанавливается газовое равновесие, и в ней не содержится соединений, подобных гемоцианину (Бишоп).

Свинец. Следы свинца были обнаружены (Мутткoвский, 1923) в гемолимфе различных видов насекомых, однако этот металл не является нормальной составной частью гемолимфы; возможно, что он имеется в гемолимфе *Siricidae*, которые пробуравливают свинцовые пластинки.

Мышьяк. Мышьяк обнаружен в гемолимфе насекомых (Мутткoвский, 1923), однако следовало бы проверить, не объясняется ли присутствие этого вещества действием инсектисидов.

Железо. Железо содержится в тетрапирроловом ядре гемоглобина и, следовательно, имеется в гемолимфе *Chironomidae*. В гемолимфе *Deilephila euphorbiae* содержится 0,058 $^0/_{00}$ железа.

Фосфор. Содержание фосфора в гемолимфе насекомых очень велико, у личинок пчел оно равно 0,31$^0/_{00}$ (Бишоп, Бриггс и Ронцони, 1925). В гемолимфе куколок *Sphinx pinastri* количество фосфора еще больше (до 2,070$^0/_{00}$ общего фосфора и 0,66$^0/_{00}$ органического фосфора—Брехер, 1929). В гемолимфе гусениц *Deilephila euphorbiae* обнаружено 0,120$^0/_{00}$ неорганического фосфора. Во время окукливания содержание этого вещества значительно возрастает и достигает следующих величин (Геллер, 1936):

Общий фосфор	1,382$^0/_{00}$
Неорганический фосфор	0,346$^0/_{00}$ (т. е. 25% общего фосфора)
Фосфор аденозинтрифосфорной кислоты . . .	0

У куколок различных видов насекомых обнаружены кислоторастворимый фосфор (Дрилон, 1934) и неорганический фосфор (Портье и Дюваль, 1929).

Кислоторастворимый фосфор, ‰	*Attacus pernyi*	0,165
	Attacus polyphemus	0,197
	Saturnia pavonia	0,275
	Sphinx ligustri	0,220
	Smerinthus ocellatus	0,232
Неорганический фосфор, ‰	*Dytiscus marginalis*	0,115
	Attacus pernyi	0,120
	Cossus cossus	0,115

Гемолимфа насекомых содержит крайне незначительное количество карбонатов, и роль буфера, очевидно, выполняют фосфаты. Экспериментальные исследования показали, что в гемолимфе насекомых существует равновесие между содержанием карбонатов и фосфатов (Дюваль и Портье, 1928). Имеются данные, что под влиянием высокой температуры содержание фосфора в гемолимфе двукрылых изменяется.

В гемолимфе 100 личинок оказалось 96% сыворотки и 1% жиров. Гемолимфа личинок, подвергавшихся действию высокой температуры (не настолько длительно, чтобы они погибли), содержала 2% жиров. Удельный вес и вес сухого вещества сыворотки у личинок, подвергавшихся действию высокой температуры, лишь несколько выше, чем у нормальных личинок, а количество фосфора значительно выше (соответственно у *Phormia* 1,08 и 0,7%; у *Calliphora* 1,22 и 0,91%). Под действием высокой температуры количество неорганического фосфора и фосфора липоидов аденилпирофосфатов увеличивается, тогда как содержание фосфора фосфагена уменьшается. Количество фосфора липоидов возрастает значительно сильнее у личинок, подвергавшихся длительному действию не очень высокой температуры, чем у особей, находившихся под влиянием более высокой температуры, но менее продолжительное время. Наличие некоторых данных позволяет предполагать, что увеличение концентрации неорганического фосфора и фосфора аденилпирофосфатов вызывает изменение буферных веществ или активности ферментов. Возможно также, что освобождение фосфора обусловливается увеличением растворимости фосфорных соединений и изменением проницаемости мембран при повышении температуры.

Наконец, Гейльбрун и Белерадек считают, что гибель насекомых при высокой температуре связана со строением их липидов; по мнению этих авторов, личинки, обладающие насыщенными жирами с более высокой точкой плавления, дольше выдерживают действие высокой температуры. Однако *Calliphora* и *Phormia*, у которых строение жиров почти одинаково, различно переносят высокую температуру (Хопф, 1940).

Хлор. Уигглсуорз (1937) дает следующую методику объемного микроанализа хлоридов в очень малых количествах жидкости. Прежде всего изготовляют капилляры 12 *см* длиной с наружным диаметром 2 *мм* и внутренним диаметром 0,6—0,7 *мм*. Затем их погружают в расплавленный дымящийся парафин с точкой плавления 65—71°; излишек парафина выдувают из капилляра. Парафинированный таким образом капилляр вводят в более широкую трубку и закрепляют в ней с обеих сторон воском так, чтобы один конец капилляра слегка выступал за края трубки. Эту «бюретку» (первая пипетка) градуируют, например, путем введения в нее 5 *мм* воды, столбик которой постепенно перемещают по длине всего капилляра, каждый раз отмечая его уровень на стенке последнего. Таким образом, бюретка будет разделена на участки разной длины, но одинаковой емкости. Затем таким же

способом изготовляют пипетку (вторая пипетка), у которой парафинируют только оттянутый конец, и измеряют ее объем, например при помощи ртути; объем ее должен быть около 0,3 *мм*³, тогда как объем каждого деления первой пипетки примерно равен 0,04 *мм*³. Эти пипетки следует употреблять только для одного определенного раствора, промывать их HNO_3 и хранить в сухом виде.

Измерение производят на парафинированном предметном стекле, помещенном на столике микроскопа поверх куска белой бумаги. Сначала отмеряют маленькую каплю дестиллированной воды диаметром примерно около 1,5 *мм*, а затем каплю исследуемой органической жидкости, после чего дважды промывают пипетку дестиллированной водой (промывную воду помещают на предметное стекло). К капле органической жидкости добавляют 4 объема HNO_3 и полученный раствор смешивают с промывной водой, затем добавляют еще каплю 0,5-процентного $AgNO_3$, каплю насыщенного раствора железоаммиачных квасцов и фильтруют при помощи второй капиллярной пипетки (представляющей собой парафинированный толстостенный капилляр), к оттянутому концу которой прикладывают кружок фильтровальной бумаги. Жидкость натягивают в пипетку через фильтровальную бумагу и затем промывают последнюю, насасывая еще две капли воды. *Титрование* производится при помощи 0,01 н. раствора тиоцианата натрия, насасываемого в описанную выше градуированную бюретку (первая пипетка). Образующейся на конце бюретки сферической каплей прикасаются к капле фильтрата, с которой она и смешивается. Для размешивания раствора к краю капли подводят конец оттянутого капилляра и продувают сквозь него воздух, заставляя жидкость быстро вращаться. Сначала титруют раствор $AgNO_3$, затем этот же раствор титруют с добавлением NaCl определенной концентрации, вводимого той же самой пипеткой, которая служит для органической жидкости; таким образом проверяется градуировка бюретки с тиоцианатом. После каждого измерения следует вновь парафинировать предметное стекло и пропускать воздух (струей которого перемешивают жидкость в капле) через воду для очищения его от рассеянных в воздухе частиц NaCl. Для этой цели предпочтительнее употреблять раствор из 95 частей ацетона и 5 частей воды, так как в нем осадок не всплывает (Бонэ).

Можно также использовать следующий метод. К капле исследуемой жидкости добавляют определенное количество нитрата и фосфата натрия и сжигают ее на предметном стекле. Кучку пепла окружают валиком ланолина так, что образуется как бы маленькая чашечка, которую наполняют водой и азотной кислотой. После этого добавляют индикатор и $AgNO_3$ и затем по методу Уигглсуорза отфильтровывают осадок хлористого серебра. Метод сжигания дает значительно более точные результаты (Бонэ и Кох, 1942).

Гемолимфа насекомых содержит лишь небольшое количество хлора, например в гемолимфе гусениц (Портье и Дюваль, 1927) содержание хлоридов составляет лишь 4,2—15,0% общей молекулярной концентрации, тогда как в крови млекопитающих содержание хлоридов составляет 65—70%.

Интересно отметить, что, например, гемолимфа куколок *Sphinx pinastri* содержит хлора в 6 раз меньше, чем сыворотка крови человека, и в 4 раза меньше, чем цельная кровь человека. У *Carausius* содержание хлора в гемолимфе необычайно велико.

СОДЕРЖАНИЕ ГАЗОВ В ГЕМОЛИМФЕ

В гемолимфе насекомых должно содержаться известное количество *кислорода* для поддержания дыхания отдельных органов, как, например, яичники куколки *Hyloicus ligustri*, которые совершенно лишены трахей (Ридс, 1912). Однако это количество весьма незначительно, и в этом отношении

Таблица 34

СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРА В ГЕМОЛИМФЕ РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ

Вид	Хлор, ‰	Автор
Dytiscus marginalis (взрослое насекомое)	3,70	Портье и Дюваль (1927)
Saturnia carpini (личинка)	0,70	» » » »
Cossus »	0,44	» » » »
Bombyx mori »	1,26	Портье и Дюваль (1937)
Bombyx rubi »	1,60	» » » (1927)
Sphinx ligustri (куколка)	0,88	» » » »
Saturnia pyri »	1,03	» » » »
Sphinx pinastri »	0,595	Брехер (1929)
» » (самка)	0,580	» » » »
» » (самец)	0,620	» » » »
Deilephila euphorbiae (личинка)	0,486	Геллер и Мокловская (1930)
Apis mellifica »	1,170	Бишоп (1925)
Dixippus morosus	3,100—3,520	Мей (1935)
Culex pipiens	2,8	Уигглсуорз (1938)
Aëdes aegypti	3	» »

гемолимфу насекомых можно сравнить с желчью млекопитающих, также содержащей очень мало кислорода и много углекислого газа (Флоркен, 1937). При измерении по методу Ван Слайка в гемолимфе жука *Hydrophilus* обнаружено очень низкое содержание кислорода (парциальное давление около 30 *мм* рт. ст.), а в гемолимфе личинок мухи *Calliphora* и гусениц тутового шелкопряда—полное отсутствие кислорода. В гемолимфе личинок пчелы растворяется такое же количество кислорода, как и в воде; во время образования кокона содержание кислорода значительно уменьшается вследствие того, что диффузия его ослабляется, а потребление возрастает (Бишоп, 1923).

Гемолимфа насекомых всегда содержит большое количество углекислого газа. У личинок пчелы до начала метаморфоза в гемолимфе содержится 25—30 об. % углекислого газа, парциальное давление которого соответствует давлению 40—55 *мм* рт. ст.; во время образования кокона количество углекислого газа уменьшается, и давление возрастает вместе с увеличением pH; следовательно, в результате уменьшения резервной щелочности возникает ацидоз. Объем углекислого газа в гемолимфе личинок пчелы, находящихся в закрытых ячейках и образующих кокон, составляет 22—25 *см*³ на 100 *см*³ гемолимфы, а давление ее равно давлению 50—60 *мм* рт. ст. У личинок одной и той же стадии наблюдаются большие колебания в содержании углекислого газа. Возможно, что это связано с различным положением личинок в ячейках (Бишоп, 1923). В табл. 35 и 36 приводятся данные об изменении содержания углекислого газа в гемолимфе *Attacus polyphemus* и насекомых других видов на разных стадиях развития.

Интересно отметить, что у жуков *Dytiscus* и *Hydrophilus* резервная щелочность очень высока (значительно выше, чем у других насекомых), очевидно, вследствие особого способа дыхания этих насекомых (Флоркен, 1937).

Дыхательная функция гемолимфы. Так как стенки трахей проницаемы для газа, то между содержащимся в трахеях воздухом и гемолимфой должен происходить газообмен. У некоторых насекомых анатомическое строение трахейной системы таково, что она имеет вид своеобразных легких, служащих для окисления гемолимфы. Например, у личинок кожного овода (*Hypoderma*) трахеи часто заканчиваются пучком тонких трахеол, погруженным в общую

Таблица 35

ИЗМЕНЕНИЕ ОБЩЕГО СОДЕРЖАНИЯ УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА В ГЕМОЛИМФЕ *ATTACUS POLYPHEMUS* НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ

(Из Дрилона, 1935)

Стадия развития	Углекислый газ, об.%
Личинка поздней стадии развития, еще питающаяся . .	4,9
Личинка поздней стадии развития, переставшая питаться	6,2
Личинка, образующая кокон	9
Личинка, запечатанная в течение 12 час.	16
» » » » 24 »	21
» » » » 48 »	28
» » » » 4 дней	24
» » » » 5 »	16
» » » » 8 »	12
» » » » 15 »	12,5
» » » » 2 месяцев	12
» » » » 4 »	8

Таблица 36

ОБЩЕЕ СОДЕРЖАНИЕ УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА В ГЕМОЛИМФЕ РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ

Вид и стадия развития	Углекислый газ, об. %
Saturnia pyri (гусеница)	12,20
Bombyx mori (начало последней стадии)	9,29
Bombyx mori (за 3 дня до вылета)	10,81—11,41
Sphinx ligustri (куколка)	7
Limnophilus (личинка)	10,56—9,61 (Флоркен, 1937)
Timarcha tenebricosa (личинка)	11,11
Tenebrio molitor (личинка)	20
Melolontha (взрослое насекомое)	42,40
Dytiscus marginalis	49—53
Leptinotarsa decemlineata	8—10
Hydrophilus	72—88 (Флоркен, 1937)
»	56—60 (Дрилон и Бюснель, 1937)

полость тела и, повидимому, не связанным ни с одним из внутренних органов (Вальтер, 1922). Подобные же образования наблюдаются и в трахеях, отходящих от дыхалец куколок мух (Вейсман, 1865). У пчел аорта в области брюшного стебелька образует многочисленные петли, окруженные густой сетью трахеол (Фрейденштейн, 1928). У метапнейстических личинок двукрылых *Nematocera* (*Ctenophora*, *Culicidae* и *Tipulidae*) от главного ствола трахеи отходят многочисленные ответвления к заднему участку сердца; однако ввиду отсутствия экспериментальных данных мы не можем утверждать, что эти ответвления играют какую-то роль в процессе дыхания.

У нелетающих насекомых, таких, как, например, водяной клоп *Nepa* и сверчок, грудные мышцы атрофируются, но идущие к ним трахеи сохраняются; было высказано предположение (однако еще нуждающееся в подтверждении), что эти дегенерировавшие мышцы совместно с трахеями функционируют как своеобразные «трахейные легкие» (Гамильтон, 1931; Крамер, 1937). Гемолимфа, циркулирующая вдоль стенок обширных трахейных (воздушных) мешков, вероятно, получает из последних кислород. Жилки крыльев *Lepidoptera* и других насекомых также могут служить для аэрации гемолимфы (Портье). Гемолимфа тутового шелкопряда поглощает некоторое количество кислорода, который, очевидно, немедленно связывается, так как содержание в гемолимфе свободного кислорода не превышает 0,5—0,7%. Поглощение кислорода гемолимфой возрастает в середине каждой стадии развития и уменьшается в начале и в конце ее; у гусениц, находящихся в состоянии покоя, оно усиливается перед началом окукливания. В гемолимфе самцов поглощение кислорода крайне незначительно, в гемолимфе самок— очень велико. Незначительное поглощение кислорода гемолимфой самцов обусловливается не отсутствием окисляемого субстрата, а скорее отсутствием катализаторов окисления. При введении тирозина кривая поглощения кислорода гемолимфой дает более крутой подъем или скачок (в том случае, если она уже стабилизировалась). Следовательно, возможно, что тирозин является одним из компонентов окислительной системы. Однако содержание тирозиназы не влияет на поглощение кислорода гемолимфой (Кувана, 1940).

ПИГМЕНТЫ ГЕМОЛИМФЫ

Гемолимфа насекомых бывает окрашена в различные цвета, обычно в желтый, желто-оранжевый, красновато-оранжевый, красный, голубоватый, зеленовато-голубой и зеленый (Муттковский, 1923). У личинок, куколок и взрослых чешуекрылых зеленая гемолимфа чаще наблюдается у самок, тогда как у самцов гемолимфа бесцветная или бледножелтая (Гейгер, 1913). Совершенно неизвестно, связаны ли эти различия с нарушением способности пигментов к поглощению или с изменением обмена (Штехе, 1913). Во всяком случае, по этому признаку можно всегда определить пол взрослого насекомого. Например, у капустницы (*Pieris brassicae*) гемолимфа гусениц, из которых разовьются самцы, обыкновенно золотисто-желтая, а у гусениц, дающих самок,—светлозеленая. При смешивании 2—3 капель гемолимфы самок с 1 *см*^{3} чистой соляной кислоты выпадает осадок, который затем медленно растворяется; гемолимфа самцов также дает осадок, но последний растворяется чрезвычайно быстро. Если гемолимфу самца нагревать в течение 30 сек., остудить ее и затем снова нагреть, то она приобретает темнофиолетовый цвет, тогда как гемолимфа самки после такой обработки становится розовой (Мейер, 1930). Предполагают, что большинство подобных фактов обусловливается различием в составе белков гемолимфы. У грушевой сатурнии (*Saturnia pyri*) гемолимфа гусениц, из которых разовьются самцы, под влиянием индиго-кармина становится голубоватой, тогда как гемолимфа гусениц,

дающих самок, не изменяется. Однако последняя становится коричневатой при добавлении фуксина. Под действием метилового фиолетового гемолимфа самцов краснеет, а гемолимфа самок синеет (Девитц, 1916).

ГЕМОГЛОБИНЫ

Давно известно, что в гемолимфе насекомых находится в растворенном виде гемоглобин; впервые это было установлено в 1861 г. Ролле, получившим кристаллы Тейхмана из гемолимфы насекомых. Гематин *Chironomidae*, восстанавливаемый HS в присутствии KJ, образует порфирин, идентичный —9-мезопорфирину Фишера; следовательно, гемоглобин гемолимфы *Chironomidae* содержит ту же простетическую группу, что и кровь млекопитающих; что касается глобина, то он еще не достаточно изучен (Киррман, 1930). Гемоглобин находится не в форменных элементах, а растворен в плазме гемолимфы; он встречается главным образом в гемолимфе насекомых, обитающих в слабо аэрированных водоемах.

Определение кривой диссоциации гемоглобина в очень малых количествах гемолимфы (Фокс, 1945). Для этой цели пользуются специальным прибором, представляющим собой капиллярную трубку, расширяющуюся у

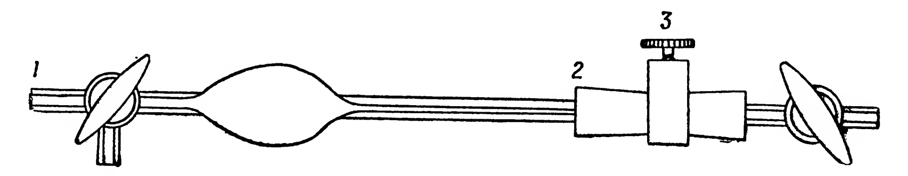


Рис. 30. Прибор Фокса для измерения абсорбционного равновесия гемоглобина при различном содержании кислорода. Объяснение дано в тексте. (Из Фокса, 1945.)

одного конца в пузырек, за которым находится трехходовой кран. На один конец капилляра (*2*) (рис. 30) надевают резиновую трубку, а через другой конец (*1*) насасывают в баллон некоторое количество гемолимфы, следя за тем, чтобы вместе с ней не проникли пузырьки воздуха. На резиновую трубку (*2*) надевают зажим (*3*) и пропускают через капилляр струю азота, освобожденного от кислорода путем продувания его через раскаленную докрасна медь. Затем весь прибор согревают в руке и слегка встряхивают, все время держа его в горизонтальном положении, причем эти операции занимают не больше 5 мин. При помощи бюретки пропускают через стеклянную трубку надлежащую смесь кислорода, водорода и углекислого газа (или без последнего). Затем закрывают оба крана и помещают прибор на 30 мин. в термостат, чтобы между каплей крови и смесью газов установилось газовое равновесие. Наконец, располагают капиллярную трубку вертикально баллоном вверх и при помощи зажима (*3*) заставляют каплю гемолимфы проникнуть в капилляр. Сквозь капилляр пропускают пучок света так, чтобы последний попал в боковое окошечко микроспектроскопа Цейсса; второй световой пучок от другой, но совершенно такой же лампы пропускают через две кюветы колориметра (типа колориметра Дюбоска), помещенные одна над другой. Стержень этого колориметра перемещается в вертикальном направлении. Поместив в одну кювету некоторое количество оксигемоглобина, а в другую—восстановленного гемоглобина (предохраняемого от насыщения кислородом добавлением слегка щелочного раствора гидросульфита натрия), можно определить спектр поглощения смеси этих двух веществ и сравнить его со спектром капли гемолимфы в капилляре. Предварительно таким же

способом сравнивают спектр гемолимфы, только что взятой из организма, уравнивая при помощи стержня колориметра интенсивности полос *d* гемоглобина.

Для получения кривой диссоциации гемоглобина повторяют эти измерения при различных температурах.

Было высказано предположение, что у *Chironomus* гемоглобин снабжает организм добавочным количеством кислорода в тех случаях, когда содержание этого газа в окружающей среде особенно низко и насекомому недостаточно кислорода, растворенного в плазме гемолимфы. Однако если подсчитать все количество кислорода, связанного с гемоглобином, то окажется, что только за его счет насекомое смогло бы просуществовать не более 12 мин. При обычном парциальном давлении кислорода в окружающей среде гемоглобин гемолимфы *Chironomus* полностью насыщен кислородом и не может служить носителем этого газа, однако у *Prodiamesa precox*, *Chironomus plumosus* и *Eutanytarsus inermipes* в среде с давлением кислорода 7 *мм* рт. ст. и ниже гемоглобин частично восстанавливается (Гарниш, 1930—1937). Недостаток кислорода лучше всего переносят те виды насекомых, в гемолимфе которых имеется гемоглобин (Паузе, 1918), причем потребление кислорода у этих насекомых понижается, когда гемоглобин начинает отдавать связанный с ним кислород. Возможно, что кривая диссоциации гемоглобина, или вернее гемоглобинов, различна у разных видов насекомых, и, следовательно, эти пигменты становятся активными при разных парциальных давлениях кислорода (Гарниш, 1930—1937). Например, у *Tanytarsus* при температуре 17° гемоглобин активен при 5—25-процентном насыщении воды кислородом, а у *Chironomus*—при 9—37-процентном насыщении (Эуэр, 1942). У *Chironomus gregarius* гемоглобин появляется в гемолимфе на 2-й стадии развития и личинка по мере формирования все лучше переносит недостаток кислорода в окружающей среде. У *Chironomus thummi* при 20-процентном насыщении воды окисью углерода гемоглобин инактивируется, так как окись углерода вступает с ним в стойкое соединение, но потребление кислорода при этом не меняется до тех пор, пока содержание его в среде падает не ниже 11%. Гемоглобин *Chironomus plumosus* становится активным лишь при 44-процентном насыщении воды кислородом, поэтому личинки этого вида насекомых часто встречаются в стоячих водах, бедных кислородом; личинки *Chironomus plumosus*, отравленные окисью углерода, потребляют значительно меньше кислорода, чем нормальные (Эуэр, 1942). Однако личинки *Tanytarsus*, у которых потребление кислорода возрастает по мере увеличения парциального давления этого газа в окружающей среде, погибают, если насыщение воды воздухом ниже 50%, тогда как гемоглобин этих насекомых становится активным лишь при значительно меньшем парциальном давлении кислорода, и, следовательно, совершенно бесполезен для организма (Уолш, 1947).

В гемолимфе *Chironomus* содержится карбангидраза, которая у млекопитающих катализирует дегидратацию углекислого газа и облегчает его выделение (Бринкмен с сотрудниками, 1932). У некоторых видов насекомых (*Locusta*, *Pachytylus*) эта ангидраза, повидимому, отсутствует, но ее заменяет вещество, которое не является ферментом и не катализирует дегидратацию, а тормозит гидратацию кислорода (Крепс и Ченыкаева, 1942).

ГЕМОЦИАНИН

Несмотря на то, что в гемолимфе и тканях насекомых содержится медь, в них никогда не было обнаружено присутствие гемоцианина.

КАРОТИНОИДЫ

Эти пигменты очень часто встречаются в гемолимфе насекомых. Уже давно отмечена зависимость между цветом гемолимфы *Bombyx mori* и окраской

его кокона. Окрашивание кокона сопровождается постепенным обесцвечиванием гемолимфы; но этот процесс протекает довольно медленно, и при экспериментальном удалении прядильных желез обесцвечивание гемолимфы прекращается (Буонокоре, 1936).

У тутового шелкопряда соотношение между содержанием в гемолимфе каротина и ксантофилла изменяется в зависимости от расы, причем количество каротина всегда меньше (до 10 раз), чем ксантофилла (Манунта, 1935).

ФЛАВОНЫ

Зеленый цвет гемолимфы у некоторых рас тутового шелкопряда ошибочно приписывали наличию производных хлорофилла, тогда как он, повидимому, скорее объясняется присутствием флавонов (Юкки; Манунта, 1930—1935). Содержание этих веществ очень высоко у рас тутового шелкопряда, образующих зеленый кокон, и несколько ниже у рас, образующих желтый кокон. Вполне возможно, что источником флавонов служат листья шелковицы. Из гемолимфы *Bombyx mori* эти вещества переходят в яйца, а у «зеленых» рас выделяются с шелковым волокном и окрашивают кокон в зеленый цвет.

ЗЕЛЕНЫЕ ПИГМЕНТЫ

Как уже отмечалось, в гемолимфе насекомых содержится не хлорофилл, а чаще всего глаукобилин, связанный с каким-либо каротиноидом.

МЕЛАНИНТЫ

В гемолимфе насекомых меланины отсутствуют, но вытекающая из раны гемолимфа на воздухе быстро чернеет вследствие взаимодействия между оксидазой последней и акцепторами, освобождающимися из поврежденных тканей (меланизация). У тутового шелкопряда меланизация особенно сильно проявляется перед каждой линькой (Кувана, 1940).

СОДЕРЖАНИЕ АЗОТА В ГЕМОЛИМФЕ

НЕБЕЛКОВЫЙ АЗОТ

Осаждение белков плазмы. К 1 объему плазмы добавляют 8 объемов дестиллированной воды и 0,5 объема вольфрамовокислого натрия, а затем медленно и встряхивая — 0,5 объема $^{2}/_{3}M$ серной кислоты. Смеси дают постоять в течение 10 мин., центрифугируют и убеждаются в том, что биуретова реакция фильтрата отрицательна.

Аминный азот. Приготовляют следующие реактивы:

1) стандартный раствор, содержащий 0,1 *мг/см*^{3} аминного азота: 0,268 *г* гликокола и 0,525 *г* глутаминовой кислоты растворяют в 0,007 н. соляной кислоте, содержащей 2 *г/л* бензоата натрия;

2) 1,5-процентный раствор буры;

3) 0,1 н. раствор едкого натра;

4) 0,25-процентный раствор фенолфталеина в 50-градусном спирте;

5) обесцвечивающий реактив: а) 0,1 *M* раствор тиосульфата натрия; б) раствор формалина в кислоте, полученный путем смешивания 3 объемов 0,1 *M* соляной кислоты, 1 объема ледяной уксусной кислоты и 4 объемов 0,15 *M* формальдегида (11,3 *см*^{3} 40-процентного формальдегида разбавляют до объема 1 *л*);

6) 0,5-процентный раствор нафтохинонсульфоната натрия, заново приготовляемый для каждого измерения—в 20 *см*^{3} воды растворяют 100 *мг* (взвешенные с точностью до 5 *мг*) нафтохинонсульфоната натрия, изготовленного по Фолену.

Методика работы. В градуированную на 5, 10 и 25 *см*³ пробирку из пирекса (250×25 *мм*) вводят 0,2—0,5 *см*³ гемолимфы (или другое количество, соответствующее содержанию 0,02—0,08 *мг* аминокислот). Разбавляют ее дистиллированной водой до объема 5 *см*³. Добавляют каплю фенолфталеина, а затем щелочной раствор (из бюретки) до постоянной окраски индикатора. Добавляют 1 *см*³ 0,07 н. соляной кислоты; доливая дистиллированой водой, доводят объем смеси до 100 *см*³ и добавляют 2 *см*³ буры и 2 *см*³ 0,5-процентного нафтохинонсульфоната натрия (см. выше), смешивают, закрывают пробкой и помещают на 24 часа в темноту. Добавляют 2 *см*³ раствора формалина в кислоте и 2 *см*³ гипосульфита, разведенных дистиллированной водой до объема 25 *см*³, встряхивают и дают постоять в течение 5 мин. Таким же образом обрабатывают 0,5 *см*³ стандартного раствора. В рефрактометре Пульфриха (фильтр 2) при толщине слоя 1 *см*³ измеряют экстинкцию и вычисляют содержание аминного азота, так же как и при определении содержания мочевой кислоты.

БЕЛКОВЫЙ АЗОТ

Измерение производят в микроколбе Кьельдаля со съемным горлышком; такую колбу можно поместить в центрифугу. В колбу вводят пробу плазмы, содержащую примерно 0,02—1,00 *мг* белкового азота, и в 3 раза больший объём ацетона; оставляют в течение 3 час. на льду, центрифугируют; осадок трижды промывают ацетоном и добавляют к нему 7 объемов 0,6-процентного раствора хлористого натрия и 1 каплю метилового красного; подкисляют 0,1 н. CH_3COOH (pH 5,5). В продолжение 2 час. нагревают в водяной бане с кипящей водой, центрифугируют и промывают осадок сначала теплой водой, а затем эфиром; центрифугируют и минерализуют путем добавления 1 *см*³ концентрированной H_2SO_4, 5—6 *г* 5-процентного $CuSO_4$ и 0,5 *г* K_2SO_4. Надевают горлышко колбы и нагревают последнюю, не доводя раствор до полного обесцвечивания. Затем охлаждают, добавляют 2—3 *г* H_2O_2 и после появления паров серной кислоты нагревают в течение 20 мин. Охлаждают и разбавляют некоторым количеством дистиллированной воды и перегоняют в микроколбе Кьельдаля.

Таким же способом можно определить содержание *альбуминов* и *глобулинов* в сыворотке гемолимфы. В маленькой пробирке смешивают 0,5 *см*³ воды, 0,1 *см*³ плазмы и 0,6 *см*³ насыщенного раствора сернокислого аммония. Оставляют на 2 часа при комнатной температуре, затем центрифугируют и фильтруют через микроворонку Швингера. Фильтрат помещают в колбу со съемным горлышком и осадок *глобулинов* 4 раза промывают 1 *см*³ полунасыщенного раствора сернокислого аммония; после каждой промывки осадок вновь центрифугируют. Наконец, к отфильтрованной жидкости добавляют 15 *см*³ ацетона и на 3 часа ставят на лед. Осажденные *альбумины* сначала промывают ацетоном, а затем реактивом Соренсена и Соренсена до тех пор, пока в промывных водах не перестают обнаруживаться аммонийные соли. Присутствие последних устанавливают при помощи реакции Трийа и Туршини путем добавления нескольких капель 10-процентного иодистого калия, а затем жавелевой воды. При наличии аммонийных солей в месте падения капель жавелевой воды появляются следы черного иодистого азота.

Наконец, в осадке альбумина и глобулинов по микрокьельдалю определяют азот (Флоркен, 1937).

Белки крови. В гемолимфе личинок пчел содержится в среднем 6,6% белкового азота (цифра, очень близкая к количеству этого вещества в плазме крови человека). Содержание альбуминов и глобулинов почти одинаково (альбумины—3,46%, глобулины—3,10%). Содержание белков более постоянно у взрослых насекомых, чем у личинок. Процентное содержание белков

у прямокрылых чрезвычайно низкое, у чешуекрылых довольно низкое, у жесткокрылых среднее и у перепончатокрылых довольно высокое (табл. 37).

Таблица 37

СОДЕРЖАНИЕ БЕЛКОВ В ГЕМОЛИМФЕ РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ (по Флоркену, 1937)

Стадия развития	Отряд	Вид	Белки, ‰
Взрослое насекомое	*Orthoptera*	*Carausius morosus*	10,4
	Lepidoptera	*Bombyx mori*, тотчас же после вылупления	20
	Coleoptera	*Dytiscus marginalis*	31,8
		Melolontha vulgaris	27
		Agelastica alni	34,7
		Timarcha tenebricosa	41,2
		Hydrophilus piceus	34
	Hymenoptera	*Bombus agrorum*	50
Личинка неизвестной стадии	*Coleoptera*	*Oryctes nasicornis*	38,5
		Timarcha tenebricosa	21,7
	Lepidoptera	*Dicranura vinula*	20,09
		Vanessa urticae	20
		Euproctis chrysorrhea	20
		Saturnia pyri	24
	Odonata	*Aeschna*	26—33
	Trichoptera	*Libellula depressa*	25,34
		Limnophilus flavicornis	13—26
	Hymenoptera	*Apis mellifica* (личинки трутня)	70
Личинка между 3-й и 4-й линьками	*Lepidoptera*	*Bombyx mori*	10—19
Личинка перед началом плетения кокона			42—44

Между белками крови насекомых и позвоночных, повидимому, существует качественное различие. При последовательном осаждении этих веществ возрастающими количествами фосфатов их можно, так же как и белки позвоночных, разделить на отдельные фракции. Однако плазма гемолимфы насекомых не содержит ни фибриногена, ни белковых фракций, характерных для сыворотки крови позвоночных, а альбумины насекомых разделяются лишь на две фракции вместо трех (Флоркен и Дюшато, 1943).

Влияние голодания на содержание белков в гемолимфе у разных насекомых различно: у *Deilephila euphorbiae*, лишенных пищи в течение 3 дней, количество белков в гемолимфе уменьшалось (Геллер и Мокловская), тогда как у взрослых особей *Hydrophilus piceus* при голодании в течение 6 дней содержание белков совершенно не изменялось (Флоркен, 1937).

Приведенные в табл. 37 данные показывают, что количество белков в гемолимфе изменяется в широких пределах в зависимости от стадии развития личинок; мало понятны данные, полученные для личинок, возраст которых неизвестен.

Аминокислоты. Содержание аминокислот в гемолимфе насекомых чрезвычайно велико (табл. 38), примерно в 50—100 раз больше, чем в плазме млекопитающих.

Таблица 38

СОДЕРЖАНИЕ АМИННОГО АЗОТА В ГЕМОЛИМФЕ РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ

Отряд	Вид	Аминный азот, $^0/_{00}$	Автор
Coleoptera	*Dytiscus marginalis*	1,34	Дюваль, Портье и Куртуа (1927—1928)
	Hydrophilus piceus	1,46	Те же
	» »	0,4	Флоркен (1937)
Lepidoptera	*Cossus cossus* (гусеница)	2,34	Дюваль, Портье и Куртуа (1927—1928)
	Attacus cynthia (куколка)	3,27	
	Sphinx ligustri »	3,22	
	Saturnia pyri »	2,85	
	Saturnia carpini »	3,58	
	Deilephila euphorbiae	1,70	Геллер и Мокловская (1930)
Hymenoptera	*Apis melliphica* (личинка рабочей пчелы)	2,50	Бишоп, Бриггс и Зонзони (1925)
	Apis melliphica (личинка трутня)	2,94	
	» » (личинка рабочей пчелы, образующая кокон) . .	2,75	

Молекулярная концентрация гемолимфы насекомых в основном определяется аминокислотами (у личинок пчел около 90%). Природа этих аминокислот мало известна; например, в гемолимфе *Dytiscus* были найдены только гистидин и тирозин, а ни аргинина, ни триптофана, ни фенилаланина, ни цистина обнаружить не удалось (Флоркен, 1942).

АММИАК

Несмотря на токсичность аммиака, содержание его в гемолимфе насекомых довольно велико. Правда, аммиак, вероятно, находится не в свободном виде, так как в гемолимфе водолюба (*Hydrophilus*) и плавунца (*Dytiscus*), его можно обнаружить лишь после того, как она постоит некоторое время на воздухе. Механизм освобождения аммиака неизвестен, хотя оно происходит также и у млекопитающих животных, у которых этот процесс обусловливается наличием аденозиндезаминазы. Однако у водолюба этот фермент отсутствует, а у плавунца обнаруживается лишь в виде следов (Флоркен, 1940). В гемолимфе *Antherea pernyi* (гусеница поздних стадий развития) содержится 0,07 *г/л* NH_3 (Лейферт, 1935). В гемолимфе личинок мухи *Lucilia* имеется значительное количество аммиака, но эта особенность вполне понятна, так как у названного насекомого аммиак представляет собой конечный продукт азотного катаболизма. Удивительно, что в гемолимфе *Lucilia sericata*, на долю которой приходится 32% воды всего организма, содержится лишь 6% общего количества аммиака, и, следовательно, концентрация его в 5 раз меньше той, которую можно было бы ожидать (Браун, 1938). Однако Леннокс (1940) обнаружил, что аммиак непрерывно выводится из гемолимфы мальпигиевыми сосудами, в которых он накапливается в огромных количествах; следовательно, эти органы играют также роль регуляторов содержания аммиака в гемолимфе.

МОЧЕВИНА, КРЕАТИН, КРЕАТИНИН И АЛЛАНТОИН

Определение содержания мочевины. Для определения содержания мочевины в гемолимфе насекомых невозможно пользоваться классическим методом применения ксантгидрола, так как добавление к плазме гемолимфы ледяной уксусной кислоты уже само по себе вызывает через более или менее длительное время появление осадка. Во избежание этого явления на 1 *см*^{3} фильтрата плазмы добавляют 0,1 *см*^{3} 1,5 *М* ацетата бария и затем центрифугируют. При дальнейшем добавлении к фильтрату уксусной кислоты осадок уже не образуется, и тогда можно применять ксантгидрол (Флоркен, 1937).

В гемолимфе пчел обнаруживаются лишь следы мочевины. Гемолимфа *Hydrophilus* содержит от 0,015 (Делоне, 1931) до 0,025% (Флоркен, 1937) небелкового азота. Последние данные получены по методу Аллена и Лакка из вольфрамово-бариевого фильтрата и соответствуют 0,074% мочевины, т. е. очень близки к величинам, полученным для ракообразных. У тутового шелкопряда количество мочевины в гемолимфе гусениц 5-й стадии изменяется в зависимости от их расы (Донато, 1938). Хэбер (1916) обнаружил мочевину в гемолимфе *Blattella*.

Содержание *креатина* в гемолимфе пчел колеблется от 0,015 до 0,027%; в гемолимфе гусениц *Saturnia pernyi* обнаружить его не удалось. *Креатинин* содержится в гемолимфе личинок пчел в количестве 0,031% (Бишоп, 1925). В гемолимфе гусениц *Saturnia pernyi* найдено 0,10‰ *аллантоина* (Лейферт, 1935).

Определение содержания мочевой кислоты. Приготовляют следующие реактивы.

Мышьяковистофосфорновольфрамовый реактив Бенедикта. Растворяют 100 *г* соды в таблетках в 600 *см*^{3} воды. Добавляют 50 *г* чистой безводной мышьяковистой кислоты, 25 *см*^{3} 85-процентной фосфорной кислоты и 20 *см*^{3} концентрированной соляной кислоты. Смесь кипятят в течение 20 мин., охлаждают, переливают в сосуд емкостью 1 *л* и добавляют дестиллированной воды до объема последнего. Раствор может сохраняться в течение неопределенно долгого времени.

Раствор цианистого натрия. Приготовляют 5-процентный раствор цианистого натрия, содержащий 2 *см*^{3}/*л* концентрированного NH_3. Раствор может сохраняться в течение 3 недель.

Основной раствор мочевой кислоты. Растворяют в 200—300 *см*^{3} теплой воды 9 *г* $Na_2HPO_4 \cdot 12\,H_2O$ и 1 *г* $NaH_2PO_4 \cdot H_2O$. Если раствор мутен, его фильтруют и разбавляют теплой водой до объема 500 *см*^{3}. Взвесь из 200 *мг* мочевой кислоты и нескольких кубических сантиметров воды помещают в мерную колбу емкостью 1 *л*. Добавляют теплый раствор фосфатов и взбалтывают до полного растворения мочевой кислоты. Охлаждают, добавляют 1,4 *см*^{3} ледяной уксусной кислоты и разбавляют до объема 1 *л*. Добавляют 5 *см*^{3} хлороформа и хранят в прохладном месте.

Из этого основного раствора приготовляют три стандартных раствора мочевой кислоты. 1) Раствор, содержащий 0,01 *мг*/*см*^{3} мочевой кислоты; 25 *см*^{3} основного раствора помещают в мерную колбу на 500 *см*^{3} и добавляют 200 *см*^{3} воды и 25 *см*^{3} концентрированной соляной кислоты, разведенной в 10 раз. Добавлением дестиллированной воды доводят объем всей смеси до 500 *см*^{3}. 2) Раствор, содержащий 0,02 *мг*/*см*^{3} мочевой кислоты, приготовляют таким же способом, взяв за исходный материал 50 *см*^{3} основного раствора. 3) Раствор, содержащий 0,002 *мг*/*см*^{3} мочевой кислоты, приготовляют таким же способом, взяв за исходный материал 5 *см*^{3} основного раствора.

Методика работы. В пробирку длиной 10 *см* и диаметром 1 *см* вводят 1 *см*^{3} вольфрамового фильтрата, добавляют 1 объем воды, 1 объем раствора цианистого натрия и 0,2 объема мышьяковистофосфорновольфрамового ре-

актива. Закрывают пробирку, опрокидывают ее 3—4 раза и помещают на 40 мин. в водяную баню, нагретую до 37°, затем на 15 мин. в тающий лед и центрифугируют в течение 5 мин. при 3 500 оборотах в 1 мин. Таким же образом приготовляют один или несколько стандартных растворов мочевой кислоты. При помощи рефрактометра Пульфриха (фильтр 4 или 5; толщина слоя 10 *мм*; контрольная жидкость—дестиллированная вода) последовательно измеряют коэффициент экстинкции исследуемого и стандартного растворов. Концентрацию мочевой кислоты на 1 *см*³ вольфрамового фильтрата вычисляют по формуле $\frac{Ce}{Ci}=\frac{Ke}{Ki}$, где *Ce*—концентрация стандартного раствора (в миллиграммах на 1 *см*³); *Ci*—концентрация исследуемого раствора; *Ke*—коэффициент экстинкции стандартного раствора; *Ki*—коэффициент экстинкции исследуемого раствора. При толщине слоя 10 *мм* экстинкция равна коэффициенту экстинкции (Флоркен, 1937).

У насекомых содержание в гемолимфе мочевой кислоты чрезвычайно велико, в особенности у личинок; у личинок пчел оно почти вдвое выше, чем у человека.

У водолюба при голодании процентное содержание мочевой кислоты в гемолимфе слегка понижается, но ее общее количество всегда довольно значительно. Цифры, приведенные в табл. 39, показывают, что высокое содержание в гемолимфе мочевой кислоты характерно для всех насекомых независимо от их возраста, питания и видовой принадлежности.

Таблица 39

СОДЕРЖАНИЕ МОЧЕВОЙ КИСЛОТЫ В ГЕМОЛИМФЕ РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ

Вид	Мочевая кислота, ‰	Автор
Hydrophilus piceus (личинка)	0,200	Флоркен (1937)
» » (взрослое насекомое)	0,121—0,131	
» » (после голодания в течение 10 дней)	0,090—0,116	
Hydrophilus piceus (взрослое насекомое)	0,107—0,145	
Deilephila euphorbiae (личинка)	0,200	Геллер и Мокловская (1930)
Saturnia pernyi (личинка)	0,190	Лейферт (1935)
Bombyx mori	0,100	Юкки, Бриггс и Ронцони (1925)
Apis mellifica	0,053	Бишоп, Бриггс и Ронцони, (1925)
Dytiscus marginalis	0,179	
Bombyx mori (тотчас же после вылупления)	0,145—0,126	
Bombyx mori (гусеница между 3-й и 4-й линьками)	0,144	Флоркен (1937)
Carausius morosus	0,104	
Chironomus (в конце личиночной стадии)	0,112	Флоркен (1937)

СОДЕРЖАНИЕ ЛИПИДОВ В ГЕМОЛИМФЕ

Давно установлено, что в гемолимфе насекомых, так же как и в лимфе позвоночных, после еды появляются капельки жира. У *Blattella* они обнаруживаются через 14—17 час. после еды, если температура окружающей среды

не слишком низка (Хэбер). В гемолимфе личинок рабочих пчел липидов содержится 3,70—5,87‰, а холестерина — 0,25—0,40‰ (Бишоп, 1926).

В гемолимфе перезимовавших куколок *Deilephila euphorbiae* концентрация липидов достигает 8,50‰, а холестерина — 0,25‰ (Геллер, 1932).

СОДЕРЖАНИЕ САХАРА В ГЕМОЛИМФЕ

Данные по определению общего количества восстанавливающих веществ в гемолимфе насекомых не представляют большого интереса, так как они в значительной мере зависят от примененных способов осаждения белков. Гораздо большее значение имеет определение сбраживаемых восстанавливающих веществ, вычисленных в виде глюкозы. Количество этих веществ измеряется разностью между двумя определениями, но, к сожалению, для работы необходим, по крайней мере, 1 *см*³ плазмы, и, следовательно, этот метод неприменим для исследования гемолимфы мелких насекомых.

Методика работы. Сначала производят осаждение белков вольфраматом (1 объем плазмы + 8 объемов воды + 0,5 объема 10-процентного вольфрамовокислого натрия + 0,5 объема $^2/_3$ н. серной кислоты). Затем приготовляют взвесь дрожжей, используемых для сбраживания сахара (40 *см*³ воды + 10 *г* свежих дрожжей), центрифугируют, вновь разводят в 40 *см*³ воды и снова центрифугируют; повторяют эту операцию 4 раза, после чего промывные воды обычно уже не содержат восстанавливающих веществ (некоторые виды дрожжей непригодны для работы, так как их промывные воды почти невозможно освободить от восстанавливающих веществ). Обработанную таким образом дрожжевую взвесь хранят в холодильнике. Работу начинают с определения, например методом Шаффера—Сомоги, восстанавливающей способности плазмы гемолимфы. Затем производят сбраживание другой пробы плазмы при помощи 1 *см*³ дрожжевой взвеси, предварительно дважды промытой и отцентрифугированной. К полученному осадку дрожжей добавляют 1 *см*³ плазмы. Оставляют эту взвесь в течение 15 мин. при комнатной температуре, центрифугируют и производят второе измерение. Разность между величинами первого и второго измерений и дает количество сбраживаемых восстанавливающих веществ в плазме. Для проверки надежности метода рекомендуется проделать те же операции с 1 *см*³ воды (Флоркен).

Гемолимфа насекомых содержит большое количество несбраживаемых восстанавливающих веществ, которые прежде ошибочно определяли как глюкозу. Согласно данным, полученным при помощи обычных методов измерения, в гемолимфе насекомых содержится примерно столько же сахара, как и в крови млекопитающих: 0,1—0,2% у тутового шелкопряда; 0,127% у *Deilephila*; 0,203% у личинок пчел и т. д. Однако большинство этих восстанавливающих веществ вовсе не является глюкозой, содержание которой примерно в 4 раза меньше: у гусеницы тутового шелкопряда при нормальном питании—0,02% и при нарушении последнего—почти 0; у *Hydrophilus* при голодании—0,001% и при нормальном питании—0,010—0,031% и т. д. (Флоркен). В гемолимфе медоносных пчел процентное содержание глюкозы чрезвычайно велико, и нам кажется уместным рассмотрение этого вопроса выделить в особый раздел.

СОДЕРЖАНИЕ САХАРА В ГЕМОЛИМФЕ ПЧЕЛ

Бишоп с сотрудниками (1925) установили, что в гемолимфе личинок рабочей пчелы в период их питания содержание восстанавливающих веществ довольно постоянно (6,88—7,60‰, вычисленных в виде глюкозы); к началу окукливания оно сильно понижается (1,50—1,66‰). Однако у *взрослых*

пчел и других медоносных насекомых концентрация сахара в крови чрезвычайно высока, но сильно колеблется в зависимости от индивидуального физиологического состояния насекомого (Бейтлер, 1937); количество сахара в их гемолимфе в среднем равно 23‰ (величина, не встречающаяся у других животных), а максимальное содержание его может достигать 111‰. В гемолимфе упомянутых насекомых всегда обнаруживается только глюкоза, даже в тех случаях, когда пчел кормят исключительно сахарозой; левулеза в гемолимфе пчел изомеризуется. Содержание сахара в плазме гемолимфы пчел непосредственно зависит от питания насекомого; 24-часового голодания достаточно для полного исчезновения сахара из гемолимфы особей, даже предварительно получавших обильное питание. Кроме того, содержание сахара изменяется под влиянием атмосферных условий, увеличиваясь при повышении температуры и уменьшении влажности. У молодых, только что вылупившихся пчел количество гемолимфы больше, чем у более взрослых насекомых, и концентрация глюкозы у них ниже (8‰ у молодых и 23‰ через 7 дней после вылупления). Высокая концентрация глюкозы в гемолимфе необходима для поддержания активности насекомого, которое становится вялым при содержании сахара ниже 5‰. В организме пчел отсутствуют какие-либо механизмы, регулирующие содержание сахара в крови; лишь в течение короткого времени эту роль выполняет наполненный сахаром желудок, содержимое которого служит энергетическим резервом. У трутней количество глюкозы в гемолимфе меньше, чем у рабочих пчел, но оно довольно постоянно и близко к 12‰. Матка перед вылетом обладает запасом глюкозы, обеспечивающим ей возможность полета в течение 15—35 мин. В гемолимфе молодой матки оказалось 17‰ сахара, а в гемолимфе старой—только 2,5‰. Было бы интересно исследовать на пчелах действие флоридзина, который у позвоночных животных понижает выделение глюкозы и вызывает экспериментальный диабет. У других представителей *Apidae* (*Megachile*—Бурдон) концентрация сахара в крови также очень высока.

СОДЕРЖАНИЕ САХАРА В ГЕМОЛИМФЕ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ, ‰

Bombus agrorum (насосавшийся нектара)	23
Bombus pomorum (в норке)	56
Bombus terrestris (в норке)	8—10
Megachile nigriventris (набравший пыльцы)	26—37
Vespa germanica	12

СОДЕРЖАНИЕ САХАРА В ГЕМОЛИМФЕ НАСЕКОМЫХ ДРУГИХ ВИДОВ

Прямокрылые. Как показано на табл. 40, содержание сахара в гемолимфе прямокрылых значительно ниже, чем у пчел. У систематически близких видов содержание сахара в гемолимфе примерно одинаково. У представителей далеких видов наблюдаются значительные индивидуальные отклонения; каутеризация мозговых и подглоточных ганглиев не вызывает заметных изменений содержания сахара в гемолимфе (Мей, 1935). Необходимо подчеркнуть, что все приводимые нами данные получены путем измерения *общего количества восстанавливающих веществ, выраженных в виде глюкозы*, и что содержание самой глюкозы в действительности не определялось.

Жесткокрылые. В гемолимфе жука *Popillia japonica* содержится 0,563—6,692‰ восстанавливающих веществ (Блюменталь, 1927). У *Hydrophilus* истинное содержание глюкозы (а не восстанавливающих веществ) колеблется в зависимости от примененного метода определения от 0,100—0,310 до 0,060—0,140‰ (Флоркен, 1937).

Таблица 40

СОДЕРЖАНИЕ САХАРА В ГЕМОЛИМФЕ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Вид	Сахар, $^0/_{00}$	Автор
Romelea microptera	0,342—0,494	Блюменталь (1937)
Melanoplus femur-rubrum	0,310—0,494	
Melanoplus differentialis	0,562—0,692	
Chorthophaga viridifasciata	0,398—0,352	
Locusta viridissima	0,75 —1,78	Мей (1935)
Locusta viridissima (при голодании)	0,92	
Carausius morosus	0,94 —2,75	
Orphania denticauda	0,41 —2,61	

Чешуекрылые. В гемолимфе чешуекрылых содержание несбраживаемых восстанавливающих веществ, повидимому, весьма значительно (Флоркен, 1937).

Действие *инсулина* различными авторами толковалось совершенно различно, в зависимости от применяемого ими метода определения. Хеммингсен (1924), измерявший в гемолимфе тутового шелкопряда общее количество восстанавливающих веществ, утверждал, что под влиянием инсулина содержание их не уменьшается, а Вениг и Йоахим (1936), напротив, вполне основательно оспаривали утверждение Хеммингсена, отмечая, что инсулин заметно снижает (у тех же самых насекомых) истинное содержание *сахара*; так как общее количество восстанавливающих веществ остается неизменным, то, следовательно, должно возрастать количество несбраживаемых восстанавливающих веществ (табл. 41 и 42). Медведева (1936) обнаружила, что инъекция адреналина, инсулина или даже дестиллированной воды может привести к повышенному содержанию сахара в гемолимфе вследствие раздражения вегетативной нервной системы уколом иглы; причем эта реакция не проявляется ни у взрослых насекомых, ни у гусениц, приступающих к прядению кокона.

Таблица 41

ОБЩЕЕ СОДЕРЖАНИЕ В ГЕМОЛИМФЕ ВОССТАНАВЛИВАЮЩИХ ВЕЩЕСТВ, ВЫРАЖЕННЫХ В ВИДЕ ГЛЮКОЗЫ

Вид	Восстанавливающие вещества, $^0/_{00}$	Автор
Bombyx mori (личинка)	0,47—1,16	Хеммингсен (1924)
Cosmotriche potatoria	0,58—1,26	
Smerinthus occellatus (личинка)	1,05—1,86	
» » (куколка)	0,02—0,39	Геллер и Макловская (1930)
Deilephila euphorbiae (гусеница)	1,27	

Таблица 42

ИСТИННОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛЮКОЗЫ В ГЕМОЛИМФЕ

Вид	Глюкоза, $^0/_{00}$	Автор
Bombyx mori (питающаяся гусеница)	0,25	Хеммингсен (1924)
» » » »	0,20	Кувана (1937)
» » (при голодании)	0,18	Хеммингсен (1924)
» » (голодающая гусеница)	0	Кувана (1937)
Phalera bucephala	0,40	Хеммингсен (1924)

ФЕРМЕНТЫ ГЕМОЛИМФЫ

Так как большинство исследователей не проводило достаточно точного различия между ферментами гемолимфы и ферментами других тканей, чрезвычайно трудно сопоставлять полученные ими данные.

Протеазы. У тутового шелкопряда протеазы гемолимфы значительно активнее у самцов, чем у самок. У этого насекомого обнаружено два подобных фермента; для первого оптимален pH 2,2, для второго — pH 8,8. Первая, протеаза А, более активна, причем активность ее возрастает после 5-й линьки гусеницы и достигает максимума к началу образования кокона; вторая, протеаза Б, наиболее активна в начале 5-й линьки, а затем активность ее слабеет (Ямафуджи, 1934).

Амилаза. Амилаза гемолимфы у самок тутового шелкопряда активнее, чем у самцов, и во время развития насекомого ее активность изменяется, так же как и активность протеазы А. Однако амилолитическая способность гемолимфы различна у разных рас тутового шелкопряда и может служить систематическим признаком. У некоторых рас амилаза вдвое активнее, чем у других. Активность амилазы зависит также от жизнеспособности насекомого, например у гусениц, содержащихся в плохих условиях, она сильно понижена (Ямафуджи, 1934).

Сахараза и мальтаза. В гемолимфе гусениц тутового шелкопряда содержатся оба эти фермента; оптимальным для них является pH 6,6. При нормальном питании гусениц сахараза активнее мальтазы, а у голодающих особей действие первого фермента ослабевает, а действие второго остается неизменным.

Липаза. В гемолимфе тутового шелкопряда содержится липаза, которая in vitro гидролизует трибутирин. При 40° для липазы оптимален pH 7,7. Этот фермент более активен в гемолимфе больных и голодающих гусениц. Активность липазы возрастает до стадии 5-й линьки, достигает максимума к началу плетения кокона и затем постепенно уменьшается у куколки и у взрослого насекомого (Ямафуджи, 1934). В гемолимфе *Galleria mellonella* мы обнаружили липазу, которая, кроме трибутирина, гидролизует восковую капсулу туберкулезных палочек.

Окислительные ферменты. Тирозиназа найдена в гемолимфе *Tenebrio*, *Limnophilus*, *Lucilia caesar*, многих чешуекрылых и т. д. Мы уже упоминали, что у тутового шелкопряда степень меланизации изменяется в зависимости от стадии развития (Кувана, 1937), а также расы насекомого; гемолимфа гусениц тутового шелкопряда, принадлежащих к расе, образующей белые коконы, чернеет значительно быстрее, чем у рас, образующих окрашенные коконы (Вани и Пелосс, 1922).

Для *тирозиназы* тутового шелкопряда при 37° оптимален pH 6,6; она более активна у самцов, чем у самок, и максимум ее активности наблюдается у гусениц 5-й стадии (Ямафуджи, 1930). В гемолимфе гусениц тутового шелкопряда содержится также *каталаза* (при 23° оптимален pH 6,6), несколько более активная у самцов, чем у самок. У японских и китайских рас тутового шелкопряда количество этого фермента в гемолимфе значительно выше, чем у европейских.

ЕДКИЕ ВЕЩЕСТВА И ЯДЫ

В гемолимфе многих видов насекомых содержатся мало изученные ядовитые или едкие вещества; например, в рефлекторно выбрызгиваемой гемолимфе жесткокрылых обнаруживаются неизвестные яды, в гемолимфе

Adimonia—вещества, вызывающие покраснение кожи (Кено), в гемолимфе божьих коровок—вещество из группы холина, выделяемое в гемолимфу перикардиальными клетками (Холланд, 1921), и т. д.

Кантаридин. Это вещество, обнаруженное в 1812 г. Робике у *Cantharis vesicatoria*, встречается также в гемолимфе *Meloë* в количестве 2,5—5,0‰.

Гистамин. Гистамин, или β-имидазолэтиламин, находится в гемолимфе и, возможно, в яде пчел в концентрации 0,07 γ на 1 *мг* или 0,07 *г* на 1 *л* гемолимфы. Вполне вероятно, что он содержится в гемолимфе и других перепончатокрылых, например ос.

Рефлекторное выделение гемолимфы. У насекомых многих видов в ответ на раздражение выступают более или менее обильные капельки различно окрашенной жидкости. У некоторых насекомых она выделяется специальными кожными железами, как, например, у *Epilachna*, у которой около голенно-бедренного сустава выбрасывается едкая желтая жидкость (Мак-Инду, 1931). Однако чаще всего из тела насекомого выступает гемолимфа, выделяемая при помощи различных образований. Обычно она появляется возле ротовых придатков, сочленений конечностей или у основания надкрылий (*Coccinella*, *Timarcha*, *Meloë*, *Eugaster* и *Ephippiger*). У всех этих насекомых гемолимфа, очевидно, выталкивается сокращением брюшка и прорывается в наименее прочных участках покровов (Кено, 1896). Описанная Грассе гемофоррея заключается в том, что выделяемая гемолимфа, смешиваясь с многочисленными пузырьками воздуха, превращается в черноватую пену; следовательно, вполне возможно, что примыкающие к покровам тела трахеи снабжены отверстиями (*Dyctiophorus*). У некоторых насекомых имеются специальные остии, иногда снабженные клапанами, которые открываются при повышении давления гемолимфы (*Cimbex*, *Trichosoma*—Холланд, 1927). Возможно, что выделение вместе с кровью кантаридина или других едких веществ является защитным актом, охраняющим насекомое от нападения хищников. На спинной стороне червеца *Pseudococcus* и на конце брюшных трубок тлей открываются остии, снабженные специальными сфинкторами, через которые выводятся восковые клетки гемолимфы (Вебер, 1930).

СВЕРТЫВАНИЕ ГЕМОЛИМФЫ

Насекомые, у которых происходит истинное свертывание гемолимфы, довольно редки; например, у *Gryllus* образуется настоящий сгусток с выпадением фибрина (Егер и Найт, 1933). Этот процесс не останавливается в присутствии оксалатов, и для него не обязательно наличие кальция (Мутковский, 1923). Набранная в капилляр гемолимфа многих видов жесткокрылых, в особенности жуков нарывников и насекомых, обладающих способностью выбрасывания крови (Маршаль, 1910), свертывается через 5—10 мин. (Косиан и Спачек, 1934).

У *Periplaneta* свертывание крови состоит в образовании клеточного «сгустка» из гемоцитов; клетки гемолимфы теряют присущую им дискоидальную или веретенообразную форму, округляются, начинают преломлять свет, затем выпускают тонкие отростки и, наконец, дегенерируют и слипаются вместе. Плазма при этом изменяется довольно слабо; в ней можно заметить выпадение небольшого количества частиц, находящихся в броуновском движении, но не наблюдается ни образования волокон, ни изменения вязкости. Свертывание гемолимфы у *Blatta* происходит в основном так же, как и у изученного Лёбом мечехвоста *Limulus*. Этот процесс можно полностью или частично затормозить, нагревая насекомое до 60° в течение 10 мин.; гемоциты

гемолимфы, взятой у таких «нагретых» насекомых, сохраняют свой нормальный вид. Присутствие щавелевокислого кальция не оказывает никакого влияния на свертывание гемолимфы, а предварительная инъекция нуклеиновой кислоты может его затормозить (Пэйо, 1923; Егер, Шелль и Феррер, 1932). Наконец, гемолимфа личинок пчел (Бишоп, 1923), *Rhodnius* (Уигглсуорз) и *Schistocerca* (Шовен) вообще не свертывается.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РАСТВОРЫ, ПРИМЕНЯЕМЫЕ ДЛЯ РАБОТЫ НА НАСЕКОМЫХ

Существуют различные рецепты физиологических растворов для работы на насекомых, причем пригодность этих растворов обычно определяется по сократимости сердца.

РАСТВОР ТЭЙЛОРА (1935) ДЛЯ *PERIPLANETA AMERICANA*

NaCl	0,9 %
$CaCl_2$	0,03 »
KCl	0,025 »
$NaHCO_3$	0,02 »
Дестиллированная вода	100 *см*³

РАСТВОР ЕГЕРА И ХЕГЕРА (1933) ДЛЯ *PERIPLANETA ORIENTALIS*

NaCl	9,82 *г*
KCl	0,77 »
$CaCl_2$	0,50 »
$NaHCO_3$	0,18 »
NaH_2PO_4	0,01 »
Глюкоза	1 *г*
Дестиллированная вода	1 *л*
pH 7,5—8,0	

РАСТВОР ЕГЕРА (1939) ДЛЯ *PERIPLANETA AMERICANA*

NaCl	10,93 *г*
KCl	1,57 »
$CaCl_2$	0,85 »
$MgCl_2$	0,17 »
Дестиллированная вода	1 *л*

РАСТВОР БАУМГАРТНЕРА (1931) ДЛЯ САРАНЧЕВЫХ

Приготовляют растворы: 9-процентный NaCl, 1-процентный $CaCl_2$, 1-процентный KCl, 10-процентный декстрозы и перед работой смешивают

20 *см*³ раствора NaCl,
4 » » KCl,
4 » » $CaCl_2$,
5—10 » » декстрозы.

Смесь стерилизуют и добавляют 0,4 *г* $NaHCO_3$.

ГЕМОЦИТЫ

Бóльшая часть гемоцитов обычно неподвижно оседает на поверхности различных органов, и только некоторое количество их свободно циркулирует в гемолимфе. Гемоциты, повидимому, не проникают в сердце, так как

их чрезвычайно редко удается обнаружить в полости этого органа. У живых личинок *Corethra* главная масса гемоцитов не циркулирует в гемолимфе, а обычно оседает на наружной поверхности сердца. В жилках крыльев *Blatta* также наблюдаются лишь одиночные гемоциты, а основная масса их неподвижно оседает на стенках сосудов (Егер и Хендриксон, 1934). Во всяком случае, в 1 *см*^{3} гемолимфы насекомых разных видов содержится различное число клеток; например, по данным Таубера и Егера (1935), у *Gryllus assimilis* 15 000—275 000 (в среднем 70 000), а у *Periplaneta* 15 000—60 000 (в среднем 30 000).

Ошибки в подсчете гемоцитов могут вызываться преждевременным свертыванием гемолимфы в организме насекомого. Этого можно избежать путем умерщвления насекомого парами уксусной кислоты (Фишер, 1935). Обычно наибольшее число гемоцитов наблюдается у насекомого после ранений, кровотечений или во время линек. На таракане было исследовано изменение числа гемоцитов под влиянием различных факторов. При низкой влажности и недостатке питания число гемоцитов сначала возрастает, а затем уменьшается; при кормлении, чередующемся с продолжительным голоданием, оно повышается (Тэйлор, 1935). У самок количество гемоцитов больше, чем у самцов, у взрослых насекомых больше, чем у личинок, находящихся на последней стадии развития. Процент делящихся гемоцитов невелик (до 0,5%), но возрастает до 1% к периоду линьки; перед самым началом этого процесса и во время его число митозов уменьшается, а затем увеличивается вновь. Максимальное число митозов наблюдается на 3-й день после линьки, а через 5 дней оно опять возвращается к норме. Возможно, что клеточные деления возбуждают образующиеся при линьке продукты цитолиза (Таубер, 1937). Однако быстрое увеличение числа гемоцитов после длительного голодания объясняется, очевидно, не усиленным их делением (так как число митозов при этом слишком мало), а, повидимому, поступлением из какой-либо другой ткани (Тэйлор, 1935).

ТИПЫ ГЕМОЦИТОВ

Гемоциты, осевшие на поверхности органов, приобретают столь разнообразную форму, что невозможно уловить морфологической закономерности их строения. Среди циркулирующих же в гемолимфе клеток можно различить несколько типов.

Пролейкоциты—гемоциты с интенсивно окрашивающейся цитоплазмой и крупным ядром, занимающим почти всю клетку; их часто считают юными формами.

Макронуклеоциты—гемоциты с сильно базофильной цитоплазмой и довольно крупным ядром; эти клетки являются переходной формой к пролейкоцитам. Пролейкоциты и макронуклеоциты часто делятся; у гусениц число макронуклеоцитов колеблется от 30,00 до 60,83% (Шорин, 1931).

Микронуклеоциты—гемоциты со слабо окрашивающейся цитоплазмой и небольшим ядром. У личинок пчел гемоциты двух первых типов составляют 85% всех клеток крови, а микронуклеоциты—15% (Метальников и Туманов, 1930). У гусеницы *Pieris brassicae* последних стадий развития, у которой в 1 *мм*^{3} гемолимфы содержится 12 000 гемоцитов, на долю микронуклеоцитов приходится 36,5%, а макронуклеоцитов—41% (Холланд, 1930). Однако результаты подсчета сильно меняются при различных методах фиксации и окраски материала, и поэтому истинное значение их сомнительно (Розебум, 1934). У гусениц количество микронуклеоцитов колеблется от 20 до 45% (Шорин, 1931).

Зернистые лейкоциты—гемоциты, цитоплазма которых содержит различные гранулы; встречаются у жесткокрылых.

Клетки со сферическими включениями—клетки с цитоплазмой, заполненной крупными сферическими включениями; появляются в гемолимфе жесткокрылых в период окукливания; подобные же сильно вакуолизированные клетки на той же стадии развития наблюдаются и у чешуекрылых (Холланд, 1909).

Адиполейкоциты—гемоциты с многочисленными липидными включениями; встречаются у *Pirrhocoris apterus*. Соединяясь при помощи анастомозов, они образуют ткань, напоминающую ткань жирового тела. В гемолимфе червецов и тлей обнаруживаются подобные же клетки с восковыми включениями (Холланд, 1909).

Эноцитоиды—круглые или овальные клетки диаметром 8—12 μ с ацидофильной цитоплазмой и сильно окрашивающимся ядром. Они встречаются у жесткокрылых, полужесткокрылых и чешуекрылых и отсутствуют у прямокрылых и перепончатокрылых. Эти клетки составляют совершенно своеобразную группу, и возможно, что они образуются из эноцитов; однако это предположение не является общим правилом и, в частности, не относится к эноцитоидам *Rhodnius* (Уигглсуорз). Вполне вероятно, что у *Sarcophaga* в период окукливания они секретируют тирозиназу (Деннелл, 1946). Некоторые современные исследователи не принимают приведенной классификации гемоцитов и в гемолимфе гусениц, рассматриваемой в антикоагуляционных средах, различают 32 типа клеток (*Prodenia*—Егер, 1945).

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ГЕМОЦИТОВ

Основной функцией гемоцитов является *фагоцитоз*. В самом деле, гемоциты способны поглощать большое количество твердых частиц, туши, кармина (Кено, 1895), мертвых бактерий (Метальников, 1904), погибших форменных элементов (Уигглсуорз, 1933) и в особенности клеток, гистолизированных при линьке. У *Thysanura* фагоцитируют все типы гемоцитов; у других видов насекомых ни пролейкоциты, ни эноцитоиды такой способностью не обладают (Кено, 1895; Холланд, 1909; Уигглсуорз, 1933). Наиболее активными фагоцитами являются микронуклеоциты и в несколько меньшей степени—макронуклеоциты (Холланд, 1928; Метальников и Туманов, 1930). Во время линьки фагоциты захватывают огромное количество остатков гистолизированных тканей, однако в некоторых случаях гистолиз может протекать и без участия фагоцитов. У клопа *Cimex*, особенно сильно насосавшегося крови, стенка кишечника иногда прорывается и эритроциты насосанной крови попадают в полость его тела; там они могут оставаться, не изменяясь, в течение многих недель, до тех пор, пока не наступит линька насекомого, во время которой они быстро уничтожаются гемоцитами (Кемпер, 1932); следовательно, фагоцитоз активизируется при линьке. Однако к концу линьки (Уигглсуорз, 1933) или окукливания (Поярков, 1910) большое число гемоцитов подвергается автолизу и фагоцитируется другими гемоцитами. Эноцитоиды, не обладающие способностью к фагоцитозу, во время линьки бурно размножаются, и избыток их уничтожается таким же образом, как и гемоциты (Поярков, 1910; Уигглсуорз, 1933). Мы уже упоминали, что их функция заключается, вероятно, в образовании тирозиназы (Деннелл).

Таким образом, гемоциты выполняют роль *макрофагов*, а иногда, как мы уже говорили, по отношению к мелким частицам туши, индиго-кармина или

бактерий—и роль микрофагов. Если фагоцитируемые вещества не перевариваются, то скопившиеся вокруг них гемоциты сливаются в массу саркоплазмы, окруженную другими клетками, образующими род капсулы (Лазаренко, 1925). Яйца и молодые личинки паразитических перепончатокрылых могут, таким образом, оказаться замурованными в теле хозяина гемоцитами, однако последние не реагируют на появление личинок паразитов более поздних стадий развития (Кено, 1895). Трематоды также инцистируются в организме жуков плавунцов и блох (Холланд; Чен, 1934). В таких цистах часто можно различить клеточные структуры, но обычно внутренняя часть цисты, окруженная соединительнотканной капсулой, полностью дегенерирует. Иногда капсулы, находящиеся у поверхности тела, вскрываются как настоящие абсцессы, причем повреждение покровов затягивается во время ближайшей линьки (Шорин, 1931).

Бычья желчь и змеиный яд мгновенно убивают гусениц *Galleria*, но неизвестно, обусловливается ли их гибель действием этих веществ на гемоциты (Метальников).

Заживление ран. У насекомых в местах повреждений скапливаются гемоциты, которые образуют своего рода пробку, закрывающую рану; при этом происходит размножение гемоцитов и фагоцитоз погибших клеток (Рис, 1932; Уигглсуорз, 1937). Вокруг чужеродных тел, попавших в организм насекомого, или вблизи плохо заживающих ран часто появляются гигантские гемоциты, образующиеся или вследствие слияния нескольких клеток, или в результате гипертрофии одной клетки. В последнем случае их диаметр может достигать 150 μ, и их называют *тератоцитами*; предполагают, что они представляют собой гипертрофированные макронуклеоциты (Холланд, 1928).

Однако в соответствующих условиях подобным же образом могут изменяться и клетки эпидермы, жирового тела, мальпигиевых сосудов и половых желез (Уигглсуорз, 1937). Во всяком случае, основную роль в процессе заживления ран играют клетки гиподермы, которые мигрируют к месту повреждения и затем образуют новую кутикулу. Такое восстановление целостности гиподермы может происходить у экспериментально соединенных друг с другом насекомых разных видов (при парабиозе *Rhodnius* и *Cimex*—Уигглсуорз; разных видов гусениц—Крэмптон, 1899; Боденштейн, 1933). Как правило, гиподерма является единственной тканью, способной к регенерации; хотя имеются сведения о сращении у *Carausius* двух участков кишечника после пересадки насекомому головы (Малаботти, 1934).

ИММУНИТЕТ

У насекомых иммунитет в основном обусловливается фагоцитозом. Так, например, бактерии, кишащие в пищеварительном канале личинки мухи *Calliphora*, при линьке последней попадают в полость ее тела, где настолько интенсивно фагоцитируются гемоцитами, что вылупившееся взрослое насекомое совершенно лишено бактерий (Бальзам, 1937). Гемоциты *Galleria* и гусениц других видов насекомых фагоцитируют таких бактерий, как туберкулезные палочки или стафилококки, и не чувствительны к присутствию других форм, например коккобацилл (Метальников, 1933; Холланд, 1930); они реагируют на введение ничтожных количеств кишечных бактерий, *Bacillus subtilis*, сибирской язвы и т. д. Личинки *Oryctes nasicornis* иммунны к бациллам сибирской язвы и дифтерии, но очень восприимчивы к холерным вибрионам (Метальников, 1933).

Подобный фагоцитоз сопровождается интересной гуморальной особенностью: гемолимфа насекомых не содержит ни сенсибилизаторов, ни алексинов.

Однако в гемолимфе насекомых были обнаружены агглютинины (*Melanoplus*, зараженный *Coccobacillus acridiorum*—Глезер, 1918), бактериолизины, действующие на коккобациллы (Пэйо), холерные вибрионы и дизентерийные бактерии Шига (Метальников). Однако эти антитела не специфичны, и появление их можно вызвать простым введением чужеродного белка. *Carausius morosus* не обладает способностью ни к иммунитету, ни к образованию бактериолизинов. Инъекция *Prodenia eridania* антисыворотки кролика против *Prodenia* вызывает у этого насекомого лишь слабую и обратимую агглютинацию гемоцитов и, быть может, некоторую преципитацию белков гемолимфы (Егер и Хейсман, 1945).

Можно различным способом иммунизировать гусениц к смертельной дозе бактерий, а затем, инъицируя цельную кровь, плазму или отмытые лейкоциты этих гусениц другим особям, вызвать у последних также появление иммунитета. По отношению к растворимым бактериальным ядам насекомые обычно более устойчивы, чем гомойотермные животные. Шорин (1931) выделил из организма зараженной гусеницы тутового шелкопряда противококковый бактериофаг, который Више (1918) не удалось обнаружить у других насекомых.

В механизме образования иммунитета у насекомых, повидимому, известную роль играет и нервная система (Метальников).

Наконец, у насекомых существует иммунитет к паразитам, причем инцистированию всегда подвергаются только определенные виды паразитов, например гусеницы *Loxostege sticticalis* таким образом реагируют на заражение *Eulimneria* (Ларченко, 1932).

РОЛЬ ГЕМОЦИТОВ В ОБМЕНЕ ГЛИКОГЕНА

В гемоцитах личинок *Prodenia eridania* ранних стадий обычно содержится гликоген, но в гемоцитах личинок более поздних стадий и взрослых насекомых это вещество обнаруживается редко. При голодании содержание гликогена уменьшается, а после потребления пищи, богатой углеводами и в особенности глюкозой, возрастает. Повидимому, гликоген содержится в гемоцитах всех типов, которые, таким образом, служат местом накопления резервных веществ. Глюкоза превращается в них в гликоген, а в случае необходимости—вновь в глюкозу. Гемоциты и многих других видов насекомых обладают подобной же способностью к гликогенолизу и к образованию гликогена (Егер).

ОРГАНЫ, ПРИЛЕЖАЩИЕ К СЕРДЦУ. ЖИРОВОЕ ТЕЛО. ЭНОЦИТЫ

ФАГОЦИТАРНЫЙ ОРГАН, ИЛИ СЕЛЕЗЕНКА

Форменные элементы гемолимфы обычно скапливаются около спинного кровеносного сосуда (сердца), в который они проникают лишь очень редко или даже вообще никогда не проникают. Такое скопление может стать постоянным (*Forficula*—Кено) и называется *фагоцитарным органом*, или *селезенкой*. Этот орган не снабжается трахеями, и его клетки отличаются от гемоцитов лишь своим расположением и фиксацией; подобно гемоцитам, они размножаются путем митоза и способны к фагоцитозу. Все промежуточные формы, от свободных гемоцитов до фагоцитарных клеток, можно проследить на личинках *Chironomidae*, у которых в зависимости от вида насекомого обнаруживаются либо одни гемоциты, либо, кроме того, фагоцитарная ткань, либо, наконец, только последняя без гемоцитов (*Tanytarsus roseiventris*—Ланге, 1932). Подобные же различия в строении этого органа

наблюдаются и у других видов насекомых: у *Thysanura* фагоцитарные органы сильно развиты и сливаются с перикардиальной перегородкой (Брунтц, 1909; Филипченко), тогда как у *Blattidae*, *Mantidae* и *Tettigoniidae* селезенка состоит лишь из нескольких групп клеток, расположенных вокруг перикардиальных клеток и в интерстиции перикардиальной перегородки (Кено).

ПЕРИКАРДИАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ

Перикардиальные клетки, так же как и гемоциты, мезодермального происхождения; они расположены вокруг сердца. Их местоположение, величина и число весьма различны у насекомых разных видов. Обычно они многоядерны и содержат включения и пигменты. Вопреки утверждению некоторых исследователей, пренебрегавших парафинированием инструментов, применяемых для вскрытия насекомых, перикардиальные клетки не содержат железа (Лотмар, 1938). Основной функцией перикардиальных клеток является *атроцитоз* (накопление чужеродных коллоидов); при инъекции в гемолимфу гемоглобина, хлорофилла, яичного белка, трипанового синего и аммиачного кармина эти вещества обнаруживаются в виде включений в перикардиальных клетках (Холланд; Лесперон, 1937). Аммиачный кармин превращается в нерастворимый кармин, который в течение неопределенно долгого времени может оставаться в этих клетках; в случае переполнения последние разрушаются и фагоцитируются гемоцитами. Поглощение частиц перекардиальными клетками определяется величиной и зарядом частиц; легче всего удерживаются коллоиды, заряженные отрицательно, как, например, кислые красители (Лесперон, 1937). На атроцитоз, интенсивность которого изменяется в зависимости от вида насекомого и способа введения красителя (в кровяное русло или через кишечный тракт), влияют также и другие мало известные факторы (Грассе и Лесперон, 1935). Данные различных авторов о проникновении в определенные клетки того или иного красителя также крайне разноречивы, что, очевидно, объясняется непостоянством состава, а главным образом электрического заряда красителей (Копачевский, 1934).

Блокаду перикардиальных клеток у тутового шелкопряда можно вызвать инъекцией трипанового синего и в особенности оливкового масла (Лесперон, 1937), а у *Periplaneta americana*—только трипанового синего (Егер, Мак-Говрэн, Менсон и Майер, 1942). Введение этих веществ не вызывает в организме насекомого длительных физиологических нарушений даже в том случае, если одновременно производится блокада гемоцитов инъекцией туши. Аммиачный кармин обычно захватывается не перикардиальными клетками, а клетками жирового тела (*Lepisma*, нимфы стрекоз и блох), клетками, сгруппированными вокруг ротового отверстия и у основания конечностей (*Gryllus*, *Mantis* и *Periplaneta*) или образующими тяжи между слюнными железами (личинки мух). Все подобные клетки, очевидно, принадлежат к той же физиологической группе, что и перикардиальные клетки, и называются *нефроцитами* (Кейлин, 1917).

Перикардиальные клетки как почки накопления. Многие авторы считают, что перикардиальные клетки и нефроциты играют роль почек накопления. Однако у стареющих особей многих видов насекомых не происходит увеличения числа этих клеток или количества содержащихся в них включений. Правда, у саранчи *Schistocerca* число клеток и бурых зерен меланина значительно возрастает в период развития насекомого, начиная от 1-й стадии и кончая наступлением половозрелости (Шовен, 1941).

Перикардиальные клетки и ретикуло-эндотелиальная система. В настоящее время перикардиальные клетки все чаще и чаще сопоставляют

с ретикуло-эндотелиальной системой позвоночных, так как они, так же как и клетки последней, захватывают отрицательно заряженные коллоиды (см. главу IV); этой способностью обладают и клетки мальпигиевых сосудов. Однако у тутового шелкопряда фагоцитируются лишь коллоидальные растворы с очень мелкими частицами (не больше 10,2 μ) и не удерживается тушь (10,8 μ), которая легко поглощается клетками ретикуло-эндотелиальной системы позвоночных. В отличие от последней введение трипофлавина и молока не блокирует перикардиальные клетки.

У позвоночных при превращении гемоглобина в желчные пигменты в купферовских клетках печени появляются свободное железо и биливердин; у насосавшегося крови клопа *Rhodnius* также можно обнаружить биливердин в перикардиальных клетках, а железо появляется только в кишечнике (Уигглсуорз, 1934).

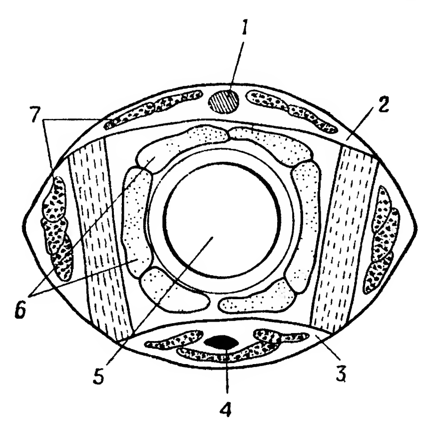


Рис. 31. Наружное и внутреннее жировое тело.

1—сердце; *2*—перикардиальный синус; *3*—периневральный синус; *4*—брюшная нервная цепочка; *5*—кишечник; *6*—внутреннее жировое тело; *7*—наружное жировое тело. (Из Парди, 1939.)

ЖИРОВОЕ ТЕЛО

Жировое тело, так же как гемоциты и перикардиальные клетки, мезодермального происхождения. Оно состоит из мелких долек, окруженных соединительной тканью и связанных друг с другом тканевыми тяжами, что часто придает ему вид сети (особенно четко представлена у *Schistocerca*). Метамерность строения жирового тела исчезает на довольно ранней стадии развития (за исключением, быть может, низших насекомых); тем не менее у определенного вида насекомых структура этих образований постоянна; обычно одна группа жировых клеток расположена у периферии тела (наружное жировое тело), другая—ближе к центру (внутреннее жировое тело). Клетки первой группы лежат непосредственно под гиподермой, клетки второй—вокруг кишечной трубки (рис. 31). Эти две группы клеток жирового тела различаются по распределению жира, белковых включений и мочевых клеток; эноциты часто встречаются только в наружном жировом теле (Уиллем, 1900; Парди, 1939).

РАЗВИТИЕ ЖИРОВОГО ТЕЛА

Ранние стадии личиночного развития. Первоначально округлые клетки с однородной протоплазмой после принятия пищи постепенно вакуолизируются и заполняются включениями; клеточные границы становятся неразличимыми, но, очевидно, сохраняются, так как у плавунца они вновь проявляются при продолжительном голодании; при этом вакуоли и гранулы совершенно исчезают и клетки приобретают вид эмбриональных (Крейшер, 1922). Жировое тело весьма развито у личинок *Holometabola*; у пчел оно составляет 65% веса тела (Штраусс, 1911).

Период метаморфоза. Клетки сильно активизируются, в ядре образуются выросты, очертания которых становятся неразличимыми, и в цитоплазме появляются окрашивающиеся гранулы. Эти гранулы увеличиваются, приобретают шарообразную форму и перестают окрашиваться основными ядерными красителями или даже становятся ацидофильными (Шнелле, 1923).

Очевидно, в их состав входит жир, образуя вещество, сходное с яичным желтком; оно также окрашивается осмиевой кислотой. У *Polistes* при наступлении упомянутой ацидофилии гранул гистологическая реакция на гликоген становится положительной (Парди, 1939). Накопленные вещества освобождаются в гемолимфу, а сами клетки полностью разрушаются. Жировое тело формируется вновь либо из нескольких сохранившихся клеток (пчелы—Шнелле, 1923), либо из эмбриональных клеток (мухи—Перец, 1910). У куколок пчел гемолимфа заполняется капельками жира и гистолизированными клетками, придающими ей молочно-белый цвет. У взрослой пчелы гемолимфа приобретает свой обычный вид.

Взрослое насекомое. Жировое тело более развито у самок, так как содержащийся в нем жир потребляется во время овогенеза (Крейшер, 1922). У насекомых с короткой продолжительностью жизни жировое тело быстро уменьшается в течение фазы имаго. У зимующих форм оно, напротив, увеличивается; в сентябре и в октябре зимующие самки *Culex* весят 3 *мг* и содержат 0,91 *мг* жира; в апреле и марте они весят лишь 2 *мг* и содержат 0,13 *мг* жира (Бэкстон, 1935). У перепончатокрылых жир, содержащийся в жировом теле, потребляется восковыми железами.

Жировое тело и гемоциты. Давно известно, что между гемоцитами и клетками жирового тела существует близкое родство; у личинок ранних стадий развития трудно даже различить эти две категории клеток. У клопа *Aleurodes* это сходство сохраняется и у взрослых особей, у которых жировые клетки плавают в полости тела (Вебер, 1935). Кроме того, клетки жирового тела иногда, подобно гемоцитам, обладают способностью к фагоцитозу; в некоторых случаях они могут захватывать остатки гистолизированных тканей (Поярков, 1910; Хуфнагель, 1918; Меррей и Тигс, 1935). У маток муравьев гемоциты фагоцитируют мышцы крыльев (Дженет); у водяных клопов они заполняются жиром и оседают в жировых телах (Пуассон, 1924); у божьей коровки *Harmonia* они проникают в надкрылья, сливаются, вакуолизируются и образуют настоящую жировую ткань (Кремер, 1915).

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗАПАСНЫХ ВЕЩЕСТВ ЖИРОВОГО ТЕЛА

Запасные вещества, накапливающиеся в жировом теле, состоят из жиров, гликогена и белков.

Жиры. До настоящего времени не имеется данных по химическому исследованию жиров, содержащихся в жировом теле; исследователи ограничивались лишь анализом жиров, содержащихся в эфирной вытяжке из размельченного тела насекомого. Однако наибольшая часть жиров этой вытяжки, очевидно, происходит из жирового тела. Накопление липидов в этих органах происходит тремя путями.

Усвоение жиров пищи чаще всего наблюдается у личинок, пища которых богата липидами (*Balaninus nucum* и *Dassyneura brassicae*). Возможно, что глицериды во время всасывания их в кишечнике сначала омыляются, а затем уже ресинтезируются в жировом теле (Тимон-Давид, 1930).

Использование углеводов пищи достигает высокой степени, в особенности у личинок, питающихся крахмалистыми веществами (*Tenebrio* и т. д.).

Использование белков пищи. Повидимому, возможно превращение белков в жиры, причем промежуточным веществом является гликоген (Парди, 1939).

Гликоген. При определении этого вещества большинство исследователей подвергали химическому анализу целиком все насекомое. Мы уже упоминали об обмене гликогена в период метаморфоза; результаты гистохимических и химических исследований вполне совпадают и показывают, что у чешуекрылых перед началом образования кокона происходит интенсивное накопление этого вещества; несколько позднее количество его уменьшается, затем вновь увеличивается и достигает максимума в первые дни окукливания (Бялашевич; Богоявленский, 1935; Пэйо). У пчел содержание гликогена, измеряемое in toto (Штраусс, 1911), быстро увеличивается в последние дни личиночной фазы, достигая максимума к началу окукливания, и затем постепенно уменьшается; эти данные согласуются с результатами гистохимического исследования жирового тела *Polistes* (Парди, 1939). Однако гистохимические исследования жирового тела хрущака *Tenebrio* дают совершенно иные результаты. У этого насекомого максимальное накопление гликогена происходит в конце личиночной фазы; затем гликоген почти полностью исчезает к началу окукливания и в конце этой фазы вновь появляется, главным образом в околомышечных жировых клетках (Закольская, 1929). Такое же течение процесса наблюдается и у *Melasoma* (Парди, 1939). Некоторые исследователи (Вейланд, 1908) предполагают, что гликоген возникает путем превращения липидов, но более вероятным представляется его образование из сахаров и белков; в некоторых благоприятных случаях удалось даже проследить постепенное превращение белковых глобул в гликоген (Парди, 1939). Добавление оливкового масла к пище предварительно голодавших гусениц *Aëdes aegypti* привело не к увеличению количества гликогена, а к возрастанию содержания жира в передней части кишечника, в жировом теле и в эноцитах. Если же вместо оливкового масла добавлялся крахмал, то происходило обильное накопление гликогена в заднем участке средней кишки; небольшие количества этого вещества обнаруживались также в пилорических придатках и в клетках мальпигиевых сосудов. В дальнейшем гликоген накапливался, иногда в огромных количествах, в жировых клетках и в саркоплазме. Введение с пищей сахара приводит к таким же результатам; но накопление гликогена зависит от вида потребляемого сахара, и некоторые сахара совсем непригодны для этой цели (рафиноза, сорбоза, рамноза и арабиноза). При введении казеина образуется обильное накопление гликогена в клетках жирового тела, а позднее—только в клетках мальпигиевых сосудов, кишечника и гиподермы. Если же казеин заменить аланином или глутаминовой кислотой, то гликоген, так же как и при введении крахмала, отлагается в пилорических придатках, пилорической части желудка, центральной нервной системе, саркоплазме и жировом теле. При изучении этих данных следует учитывать роль средней кишки и жирового тела в образовании гликогена из белков (Уигглсуорз, 1942). Повидимому, гликоген используется для энергетических потребностей организма, хотя некоторые авторы (Вейнланд, 1908) и считают, что он служит лишь для образования нового хитина во время линьки.

Белки. Белковые включения, часто встречающиеся в виде исчерченных кристаллоидов, появляются в жировом теле либо очень рано (у муравьев они появляются через некоторое время после вылупления из яйца), либо в личиночной фазе развития в течение периода питания (у жуков-древоедов и хищников; у большинства чешуекрылых и двукрылых; у перепончатокрылых), либо в конце личиночной фазы, когда питание насекомых прекращается (у чешуекрылых во время образования кокона; у *Tenthredinidae* и *Phryganeidae*), либо, наконец, в фазе взрослого насекомого (у *Dytiscus*). По мнению некоторых авторов (Берлезе, 1900; Эннеги, 1904), белковые кристаллоиды экзогенного происхождения и образуются из веществ, содержащихся в гемолимфе; другие авторы (Перец, 1920; Юфнагель, 1918) считают, что

белковые кристаллоиды эндогенного происхождеия и синтезируются самими клетками из небелкового материала. Крайне разноречивые предположения высказываются и о природе ложных ядер (Берлезе, 1900), часто встречающихся в жировых клетках; способность к окрашиванию у этих образований очень различна. В зависимости от вида и возраста насекомого в ложных ядрах проявляется базофилия, или ацидофилия, или та и другая реакции одновременно; эти образования содержат соли мочевой кислоты (Маршаль, 1910; Перец, 1920) и одновременно с наступлением ацидофилии дают положительную реакцию на гликоген (Парди, 1939). При помощи гистохимических методов исследования, с соблюдением всех необходимых мер предосторожности, в жировых клетках было обнаружено железо; содержание его особенно велико у двукрылых и у перепончатокрылых; у пчел—в жировом теле взрослых особей и личинок, начинающих питаться цветочной пыльцой. В отношении железа жировое тело играет роль почек накопления (Лотмар, 1938).

В клетках жирового тела содержатся различные *пигменты*. У саранчи каротиноиды (α- и β-каротины) окрашивают жир в желтый цвет; если же насекомое содержится на рационе, лишенном каротиноидов, то его жировое тело имеет белый цвет (Шовен, 1941). В жировом теле клопа *Anasa tristis* содержится зеленый пигмент, сходный с биливердином и образующийся в результате распада хлорофилла (Меткаф, 1945). У личинок *Gastrophilus* 1-й стадии развития жировые клетки дифференцируются в совершенно своеобразный, богато снабженный трахеями *красный орган* с грушевидными клетками, цитоплазма которых содержит гемоглобин (Радю, 1932). Этому образованию приписывается участие в процессе дыхания, но подобное утверждение лишено достаточных оснований (Кемнитц, 1916). Клетки, содержащие гемоглобин и снабженные трахеями, встречаются также у водяных клопов *Buenoa* и *Anisops*, но отсутствуют у родственных им видов *Plea*, *Notonecta*, *Corixa* и др. (Пуассон). Возможно, что гемоглобин является побочным продуктом обмена и сохраняется в жировом теле вследствие того, что организм не в состоянии от него освободиться.

РОЛЬ ЖИРОВОГО ТЕЛА

Жировое тело насекомых сравнивают с печенью позвоночных животных. Подобно последней, оно способно образовывать *гликоген из белков*, по крайней мере у *Aëdes* (см. выше); однако ретикуло-эндотелиальная система купферовских клеток, составляющих часть всей массы печени у позвоночных, у насекомых, если верить последним исследованиям (Уигглсуорз), выделена в систему перикардиальных клеток. Во всяком случае, не следует проводить аналогию между столь различными организмами; жировое тело насекомых может выполнять некоторые функции печени, не будучи идентичным этому органу.

ОБМЕН ТЕТРАПИРРОЛОВЫХ ПРОИЗВОДНЫХ

РАСПАД ГЕМОГЛОБИНА

У большинства кровососущих членистоногих почти весь поглощенный гемоглобин расщепляется в канале кишечника, причем гематин выводится вместе с экскрементами. Однако небольшие количества гемоглобина поступают в организм, и обмен этого вещества протекает различно у насекомых разных видов. Только у комаров и блох не происходит поглощения этого пигмента. В гемолимфе *Rhodnius* гемоглобин находится в виде парагематина (катгемоглобин), у *Ornithodorus*[1]—в форме щелочного гематина и у *Ixodes*[1]—в виде соединения, сходного с метгемальбумином. У *Cimex*, *Ornitho-*

[1] Клещи надсемейства *Ixodoidea*.—*Прим. ред.*

dorus и *Ixodes* процесс расщепления гемоглобина идет не дальше образования протогематина, тогда как у *Pediculus*, *Rhodnius*, *Triatoma brasiliensis* и *Tr. infestans* последний распадается до биливердина, а у *Eutriatoma sordida*—до смеси билирубина и биливердина. Свободных порфиринов до сих пор обнаружить не удавалось. Расщепление гемоглобина происходит в различных участках организма: у *Pediculus*—в перикардиальных клетках и в канале кишечника; у *Triatoma infestans*—в мальпигиевых сосудах, у *Rhodnius*—в перикардиальных клетках, мальпигиевых сосудах и по всей длине кишечника. В частности, именно у *Rhodnius* происходит наиболее энергичное расщепление гемоглобина, вследствие чего наблюдается обильное отложение железа в клетках стенок всех отделов желудка, кишечника и мальпигиевых сосудов (Уигглсуорз).

У многих видов насекомых протогематин переходит в яйца: у *Pediculus*—в форме оксигемоглобина, у *Cimex*, *Ornithodorus* и *Ixodes*—в форме щелочного гематина, у *Rhodnius*—в форме парагематина. Наконец, подобные же пигменты встречаются в слюнных железах *Rhodnius* и *Cimex*.

Распад гема. Зеленые пигменты, содержащиеся в перикардиальных клетках и кишечном эпителии *Rhodnius* и перикардиальных клетках *Triatoma brasiliensis*, хотя и дают полосы поглощения в красной части спектра, но, очевидно, принадлежат к разным группам. Некоторые из них, повидимому, представляют собой продукты окисления билирубина, известные под названием *биливиолинов*. Другие родственны вердогемам, в свою очередь, близким к холеглобину. У названных двух видов насекомых гематин клеток, подобных клеткам с зелеными пигментами, не является протогематином. Это дает право предполагать, что разрыву кольца порфирина предшествует изменение его боковых цепей. У *Pediculus* гематин не обнаруживается до образования биливердина. Возможно, что коричневый пигмент, содержащийся в клетках кишечника и мальпигиевых сосудов и в перикардиальных клетках, является продуктом побочных реакций (Уигглсуорз, 1934).

РАСЩЕПЛЕНИЕ ХЛОРОФИЛЛА

В организме полужесткокрылых происходит наиболее полное расщепление не только гемоглобина, но и хлорофилла. У *Anasa tristis* реакция с желтым титаном указывает на присутствие в желудке свободного магния. Содержание переднего отдела желудка окрашивается в зеленоватый цвет, а заднего—в желтоватый и красный; следовательно, в последнем участке желудка весь хлорофилл уже поглощен, и реакция Карра и Прайса доказывает, что имеющиеся в нем желтый и красный пигменты являются каротиноидами. В желудке *Anasa tristis* хлорофилл, повидимому, не разрушается, так как его спектр поглощения точно такой же, как и спектр зеленых листьев, которыми питается это насекомое. Следовательно, свободный магний является продуктом выделения средней кишки. Что касается гемолимфы, которая окрашена в желтоватый цвет и дает две полосы поглощения между 510—650 *мμ*, то в ней, очевидно, содержится лишенный магния хлорофилл, или *феофитин*. В оболочках семенников и в гиподерме распад хлорофилла заходит дальше; красный пигмент этих участков организма состоит из *феофорбида*, и, следовательно, группа фитола исчезает (полосы поглощения между 690—660, 600—580, 510—490 и короче 450 *мμ*). В жировом теле и в перикардиальных клетках содержится большое количество зеленого пигмента (полоса поглощения у 650 *мμ* в красной части спектра и короче 500 *мμ* в голубой), который дает положительную реакцию Гмелина и, следовательно, представляет собой тетрапирроловое соединение, близкое к биливердину. Наконец, в мальпигиевых сосудах содержится желтый пигмент,

флуоресцирующий под действием азотной кислоты желто-зеленым (500—640 $m\mu$), который, повидимому, сходен с веществом, образующимся при восстановлении зеленого пигмента перикардиальных клеток, и близок к подобному же производному уробилина. Правда, обработка ацетатом цинка и иода, являющаяся наилучшим методом вызывания флуоресценции уробилина, в применении к упомянутому пигменту не дает такого результата. Следовательно, в данном случае имеется поразительное сходство с процессами, происходящими в организме *Rhodnius*. Необходимо также отметить, что до настоящего времени нам не известно, распадается ли хлорофилл в организме *Anasa tristis* до образования пурпурина-7 (в кишечнике тутового шелкопряда—Фишер и Геншель, 1931—1932) или пурпурина-18 (Мархлевский и Урбанчик, 1933). У гусениц этого насекомого процесс, повидимому, обычно останавливается на появлении феофорбида (Меткаф, 1945).

ЭНОЦИТЫ

Эноциты представляют собой крупные клетки (100—150 μ), как правило, округлой формы и бледножелтого цвета (цвета белого вина, от которого и происходит их название); они имеются у всех групп насекомых, за исключением нескольких видов *Thysanura*. Их расположение, величина и число весьма различны у насекомых разных видов. Хотя эноциты обычно располагаются довольно плотными группами возле дыхалец, они, очевидно, способны и к перемещению. Эноциты могут существовать, не изменяясь, в продолжение всей жизни насекомого или же, наоборот, способны размножаться и давать новые поколения клеток (Уигглсуорз; Пуассон). У насекомых с полным превращением (*Holometabola*) обычно одно поколение эноцитов существует в течение личиночной фазы, другое—в течение фазы взрослого насекомого. Эноциты личинок и взрослых особей совершенно сходны, за исключением того, что клетки взрослых насекомых несколько мельче.

Физиология эноцитов. Это наименее изученный раздел физиологии насекомых. Приведем краткий обзор многочисленных гипотез, выдвинутых для истолкования функционального значения этих клеток.

Эноциты как органы накопления запасных веществ. В цитоплазме эноцитов обнаруживаются гликоген (Пуассон; Холланд), жиры, хромолипоиды (Шовен) и воск (Холланд); эти клетки могут принимать участие в выработке гликогена (*Polistes*—Парди, 1939; *Tribolium*—Кох, 1941). Они не содержат железа (Лотмар, 1926). Многие авторы отмечают тесную связь эноцитов с жировым телом: у жука листоеда *Galerucella* в цитоплазме эноцитов вакуоли появляются лишь в тех участках клеток, которые непосредственно соприкасаются с клетками жирового тела (Элбро, 1930; Джи, 1911); у водяных клопов метиленовая синь удерживается в эноцитах тогда, когда она не откладывается в жировом теле, и наоборот (Пуассон).

Роль эноцитов в процессе линьки. Во время линьки насекомого эноциты претерпевают значительные изменения (вакуолизация цитоплазмы и т. п.). Однако дегенерация эноцитов личинки происходит в организме куколки. Так как эноциты проявляют наибольшую активность перед образованием новой кутикулы, а у самок—к началу образования оболочки яиц, то предполагают, что они участвуют в этих процессах, возможно, путем выделения некоего «прокутикулина» (Уигглсуорз, 1933).

Роль эноцитов в развитии половых желез. У самок водяных клопов эноциты проявляют признаки активности в период кладки яиц (Пуассон, 1924); у самок клопа *Rhodnius* размер этих клеток чрезвычайно увеличивается после принятия пищи насекомыми, когда яйца уже хорошо развиты; у самцов же они не изменяются (Уигглсуорз, 1933; Кремер, 1917).

Роль эноцитов в процессах выделения. У старых особей эноциты заполняются пигментом и часто увеличиваются в размерах (Кожевников, 1900). Так как эти клетки, кроме того, удерживают различные красители (различно у разных видов—Пуассон; Холланд) и содержат кристаллы солей мочевой кислоты (Берлезе, 1900), то предполагают, что они выполняют функцию почек накопления.

Эноциты как железы внутренней секреции. Эта гипотеза выдвигалась различными авторами (Англа, 1901; Тигс, 1922), которые совершенно бездоказательно утверждали, что эноциты могут выделять ферменты, расщепляющие жиры в клетках жирового тела; следует отметить, что цитоплазма эноцитов богата пероксидазой (Глезер, 1925).

Эноциты насекомых, зараженных паразитами. Так как эноциты сильно гипертрофируются у личинок, зараженных паразитами (Броше), и у тлей во время автолиза симбионтов, то некоторые авторы считают (Тот, 1937), что этот автолиз обусловливается эноцитами.

Вполне возможно, что эноциты выполняют одновременно несколько из перечисленных выше функций. Однако нельзя утверждать это определенно до тех пор, пока не будут проведены опыты с удалением и пересадкой этих клеток. Последняя операция не представляет особых трудностей; что же касается полного удаления эноцитов, то его легче всего осуществить у насекомых, обладающих малым числом этих клеток (*Ephestia*—Штейдель, 1912). Современные исследования, повидимому, ведутся именно в этом направлении.

ОРГАНЫ СВЕЧЕНИЯ

Органы свечения часто встречаются у насекомых (*Collembola*, личинки некоторых видов длинноусых двукрылых, личинки и взрослые особи некоторых видов жесткокрылых—*Malacodermes* и *Elateridae*). У некоторых насекомых, в особенности у гусениц, свечение происходит в результате бактериального заражения (Пфейффер и Штаммер, 1938; Дальгрен, 1917). Многочисленные гранулы, содержащиеся в клетках органов свечения, некоторые авторы (Дюбуа, 1886) уподобляли симбиотическим бактериям, однако удаление органов свечения у личинок *Photinus pyralis* хотя и приводит к прекращению свечения у куколок этого насекомого, но у взрослых особей органы свечения развиваются заново (Харвей и Хэлл, 1927).

У низших насекомых часто *диффузно* светится все тело и конечности (*Anurida*—Барбер, 1913; *Onychiurus*—Гейдт, 1936; *Achorutes*—Штаммер, 1935). Возможно, что источником излучения служит жировое тело. У личинок комарика *Ceroplates testaceus* светится лишь наружное жировое тело и передний участок внутреннего жирового тела; это свечение еще наблюдается у куколок, но исчезает у взрослых насекомых после рассасывания личиночного жирового тела (Штаммер, 1935).

Наиболее специализированные органы свечения встречаются у жесткокрылых и служат для привлечения насекомых разных полов.

У *Lampyridae* они расположены на нижней поверхности задних сегментов брюшка, а у *Pyrophorus* (наиболее ярко светящегося насекомого)—на задних углах щита переднегруди и в первом сегменте брюшка.

Орган свечения обычно состоит из слоя клеток, покрытого непигментированной и прозрачной кутикулой (Дальгрен, 1917). Основная масса этого органа, очевидно, образуется путем дифференцировки жирового тела.

У комара долгоножки *Bolitophila luminosa* светятся дистальные концы мальпигиевых сосудов (Уилер и Вильямс, 1917).

Наконец, способностью свечения обладают также *яйца Lampyris Pyrophorus* и *Luciola*. По мере развития яйца *Luciola* свечение сосредоточивается в определенном участке зародыша, который на более поздних стадиях развития испускает ритмические вспышки света (Герретсен, 1922).

Физиология органов свечения. В настоящее время общепризнано, что свечение происходит вследствие окисления субстрата (люциферина) ферментом (люциферазой). Но так как люциферин может окисляться под действием железосинеродистого калия и других окислителей без образования свечения, то, очевидно, последнее обусловливается ферментом, а не субстратом. Оксилюциферин отдает ферменту квант энергии, которая в течение реакции выделяется в виде кванта света. Длины волн испускаемого света (от зеленовато-голубого до красноватого) различны у насекомых разных видов; ультрафиолетовые лучи, повидимому, отсутствуют. Он дает короткий, но сплошной спектр (520—650 *мμ*—у *Photinus*; 486—720 *мμ*—у *Pyrophorus* и 518—656 *мμ*—у *Lampyris*). Образование тепловой энергии при этой реакции весьма ничтожно (менее 1/80 000 энергии, выделяемой свечой с равной яркостью света). 37 особей *Pyrophorus* дают свет, равный яркости света одной свечи; при этом следует отметить, что испускаемый насекомыми свет соответствует максимальной чувствительности глаза человека.

Возможно, что концевые клетки трахей, восстановительная способность которых весьма значительна, вновь восстанавливают оксилюциферин, обеспечивая таким образом непрерывность процесса свечения.

Быть может, к последнему имеет также отношение и *лампирин*—особый пигмент, встречающийся лишь у светляков. Этот пигмент дает две полосы поглощения между 635 и 600 *мμ*; он близок к птеринам, хотя и не дает мурексидной реакции (Меткаф, 1943).

Нервная регуляция свечения. Даже низшие насекомые *Collembola* обладают некоторой степенью регуляции органов свечения, так как при раздражении этого насекомого сила испускаемого им света увеличивается (*Onychurus*—Гейдт, 1936). Однако у жесткокрылых регуляция значительно более совершенна. Например, у *Lampyris* и *Pyrophorus* свечение продолжается лишь несколько часов в течение суток; у *Luciola* и *Photinus* происходит то же самое, но, кроме того, они испускают ритмические вспышки различной частоты и продолжительности (Бекк, 1937). Эти периодические вспышки прекращаются при обезглавливании насекомого, но их можно вновь искусственно вызвать ритмическим раздражением нервной цепочки электрическим током (Ферворн, 1892; Дюбуа, 1886; Герретсен, 1922). Если у *Luciola* осветить только голову, оставляя все тело насекомого в темноте, то его свечение прекращается, это можно сопоставить с тем фактом, что лишь редкие особи *Luciola* светятся в лунные ночи (Герретсен, 1922). Анализ излучения *Pyrophorus*, произведенный при помощи фотоэлемента, показал периодическое изменение силы света, которое в начале свечения происходит 300 раз в 1 мин., а затем лишь 150 раз в 1 мин.; сила света при этом уменьшается до 5—6% от максимальной. Это явление напоминает неполный тетанус мышц и приписывается ритмическим импульсам со стороны нервной системы. Кроме того, установлено, что нервные окончания находятся в самих клетках органа свечения (Харвей, 1931). Однако многие авторы склонны считать, что основное значение в этом процессе имеет проникновение кислорода в органы свечения.

Роль кислорода. Органы свечения снабжены специальными мышцами, регулирующими их кровоснабжение; при обильном токе гемолимфы поступающая с ней люцифераза реагирует с люциферином клеток, в результате

чего возникает свечение; если же ток гемолимфы уменьшается, то свечение слабеет или совсем исчезает; во время свечения насекомого мышцы ритмически сокращаются (Дюбуа, 1886). Однако эти мышечные сокращения влияют также и на приток воздуха. Для этой цели могут служить сократимые образования, находящиеся в концевых клетках трахей, расположенных около органов свечения. Кроме того, капиллярные трахеи этих органов лишены хитиновых спиралей, вследствие чего они могут спадаться.

Наконец, мы уже упоминали, что электрическое раздражение нервной системы вызывает у *Luciola* свечение, интенсивность которого зависит от того, соединен ли орган с катодом или анодом: в первом случае вызывается расширение, а во втором—сокращение концевой клетки трахей (Гейнеман, 1886). Под действием хлороформа свечение насекомого исчезает, а затем при продолжении наркоза вновь появляется, несмотря на выключение нервной системы. Действительно, наркоз вначале вызывает сокращение концевых клеток, которые затем расслабляются; вновь появляющееся при этом свечение уже не происходит в виде периодических вспышек, так как их ритм регулируется нервной системой. Однако при очень продолжительном наркозе орган свечения окончательно перестает функционировать вследствие необратимого изменения фермента. Органы свечения, «погасшие» после обезглавливания насекомого, могут вновь начать испускать свет, если путем разрыва покровов создать к ним свободный доступ воздуху (Герретсен, 1922). У *Photuris* свечение регулируется именно периодическим притоком кислорода, очевидно, не связанным с оттоком жидкости в концевых трахеях, что является побочным процессом, не имеющим большого физиологического значения (Александер, 1943). Наконец, у светляков может возникать свечение не всего органа, а лишь отдельных его участков, что, несомненно, объясняется локальной регуляцией со стороны трахейных окончаний (Снелл, 1931; Дальгрен, 1917). Нужно добавить, что инъекция адреналина у *Photuris* вызывает интенсивное свечение, продолжающееся в течение нескольких часов. Предполагают, что это явление обусловливается расширением трахеол, механизм которого не известен (Крейтон, 1926).

ЛИТЕРАТУРА

Albro H. T., 1930. A cytological study of the changes occuring in the oenocytes of *Galerucella nympheae* during the larval and pupal periods of development, *J. Morphol.*, **50**, 527—552.

Alexander R. S., 1943. Factors controlling firefly luminescence, *J. cell. a. Comp. Physiol.*, **22**, 51—71.

Alexandrowicz J. S., 1926. The innervation of the heart of the cockroach *Periplaneta orientalis*, *J. comp. Neurol.*, **41**, 291—209.

Anglas, 1901. Observations sur les métamorphoses internes de la guêpe et de l'abeille, *Bull. Sc. Fr. Belg.*, **34**, 363—473.

Aubel E., Levy R., 1930. Le potentiel limite d'oxydoréduction dans les chenilles de *Galleria mellonella*, *C. R. Soc. Biol.*, **104**, 862—864.

Balzam M., 1937. Le sort de la flore bactérienne lors de la métamorphose de la mouche à viande (*Calliphora erythrocephala*), *Ann. Inst. Pasteur*, **58**, 181—211.

Barber H. S., 1913. Luminous Collembolla, *Proc. Entom. Soc. Washington*, **15**, 46—50.

Barratt J., Arnold G., 1910. A study of the blood of certain Coleoptera: *Dytiscus marginalis* and *Hydrophilus piceus*, *Q. J. microsc. Sc.*, **56**, 149—166.

Baumgartner W. J., Payne M. A., 1931. Intravitam technique used in studies on the living cells of grasshopper, *J. exper. Zool.*, **59**, 359—384.

Beadle L. C., Regulation of the haemolymph in the saline water mosquito larvae *Aëdes detritus*, *J. exper. Biol.*, **13**, 346—362.

Behleradek J., 1935. Temperature and living matter, Borntraeger, Berlin.

Bergerard J., 1947. Influence des ions K et Ca sur l'automatisme du vaisseau dorsal de *Gryllulus domesticus*, *C. R. Soc. Biol.*, **141**, 1079.

Bergerard J., 1947. Action de la concentration totale des solutions sur l'automatisme du vaisseau dorsal de G. d., *C. R. Soc. Biol.*, **141**, 1081.

Bergerard J., Reinberg A., 1947. Action combinée des cations et de la température sur le vaisseau dorsal du Grillon, *C. R. Soc. Biol.*, **141**, 1083.
Berlese A., 1900. Considerazioni sulla fagocitosi negli insetti metabolici, *Zool. Anz.*, 23, 441—449.
Beutler R., 1937. Ueber den Blutzucker der Bienen, *Z. vergl. Physiol.*, 24, 71—113.
Bialaszewicz K., Untersuchungen über Stoff- und Energiewechsel während der Entwicklung der Insekten. IV. Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung der Seidenspinner im letztem Abschnitt ihrer Larvenstadium, *Acta biol. exp.*, 11, 20—42.
Bialaszewicz K., Landau C., 1938. Sur la composition minérale de l'hémolymphe des vers à soie et sur les changements qu'elle subit au cours de la croissance et de la métamorphose, *Acta biol. exp.*, 12, 307—320.
Bishop G. H., 1922. Cell metabolism in the insect fat body. I. Cytological changes accompanying growth and histolysis in the fat body of *Apis mellifica*.
Bishop G. H., 1923. II. A functional interpretation of the changes in structure in the fat body in the honey-bee, *J. Morphol.*, 36, 567—570; 37, 533—553.
Bishop G. H. et coll., 1923—1925. *J. biol. Chem.*, 58, 543—565; 66, 77—88.
Blumenthal R., 1927. A micro blood-sugar method and the blood sugar of insects, *Science*, 65, 617—619.
Bodenstein D., 1933. *Arch. Entw. Mech.*, 128, 564—583.
Богоявленский К. С., 1935. Die Morphologie des Kohlenhydratumsatzes bei den Seidenraupen, *Z. Zellf. Mikr. Anat.*, 22, 207—212.
Boné G., 1944. Sur le rapport sodium/potassium dans le liquide coelomique des Insectes, *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 75, 122—134.
Boné G., Koch H., 1942. Le rôle des tubes de Malpighi et du rectum dans la régulation ionique des insectes, *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 73.
Brecher L., 1929. Die anorganischen Bestandteile des Schmetterlingspuppenblutes (*Sphinx pinastri*, *Pieris brassicae*), *Biochem. Z.*, 211, 40—64.
Brinkman et coll. 1935. The CO_2 catalyst present in blood, *J. Physiol.*, 75.
Brocher F., 1922. Études expérimentales sur le fonctionnement du vaisseau dorsal chez les Insectes. III. *Le Sphinx convolvuli*, *Arch. Zool.*, 60, 1—45.
Brown A. W. A., 1937. The nitrogen metabolism of an insect *Lucilia sericata*, *Biochem. J.*, 32, 895—902, 903—912.
Bruntz J. M., 1909. Sur les néphrocytes des Orthoptères et la dénomination des cellules péricardiales, *Arch. Zool. Exp.*, 5, 11; N. et Rev., 1, 17—19.
Buonòcore C., 1936. I pigmenti del sangue nella seta nel *Bombyx mori*, *Boll. Stat. sper. Gesic. Bachic.*, 15, 79—83.
Busnel R. G., 1939. Études physiologiques sur le *Leptinotarsa decemlineata*, Paris, Le François.
Buxton P. A., 1936. Changes in the composition of adult *Culex pipiens* during hibernation, *Parasitology*, 27, 263—265.
Chauvin R., 1941. Contribution à l'étude physiologique du criquet pèlerin et du déterminisme des phénomènes grégaires, *Ann. Soc. Entom.*, 60.
Chen H. T., 1934. Reaction of *Ctenocephalides canis* to *Dipylidion caninum*, *Z. Parasitenk.*, 6, 603—637.
Chorine V., 1931. Contribution à l'étude de l'immunité chez les Insectes, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 65, 291—393.
Clare S., Tauber O. E., 1940—1942. Circulation of hemolymph in the wings of the cockroach, *Iowa St. Coll. J. Sc.*, 14, 107—127 (1940); 16, 349—356 (1942).
Claus A., 1938. Vergleichende physiologische Untersuchungen zur Oekologie der Wasserwanzen, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, 58, 365—432.
Crampton H. E., 1899. *Arch. Entw. Mech.*, 9, 293-318.
Creighton W. S., 1926. The effect of adrenalin on the luminescence of fireflies, *Science*, 63, 600.
Creiscitelli F., Jahn M., 1938. Electrical and mechanical aspects of the grasshopper cardiac cycle, *J. cell. a. comp. Physiol.*, 2, 359—376.
Crozier W. J., Federichi H. J., 1925. *J. gener. Physiol.*, 7, 565—570.
Cuénot L., 1896. Ètudes physiologiques sur les Orthoptères, *Arch. Biol.*, 14, 293.
Cuénot L., 1897. Les globules sanguins et les organes lympoides des Invertébrés, *Arch d'Anat. microsc.*, 1.
Dahlgren U. J., 1917. *J. Franklin Inst.*, 183, 89—94, 211—220, 323—348, 593—624.
Debaisieux P., 1936. Organes pulsatiles des tibias de Notonectes, *Ann. Soc. Sc. Bruxelles*, B56, 77—87.
Delaunay, 1931. L'excrétion chez les Invertébrés, *Biol. Rev.*, 6, 265—301.
Демьяновский С. Я., Гальцова и Рождественская, 1932. *Biochem. Z.*, 247, 1—183.
Dennell R., 1947. A study of an insect cuticle: the formation of puparium of *Sarcophaga falculata*, *Proc. R. Soc.*, B134, 79—110.
Dewitz J., 1916. Bedeutung der oxydierenden Fermente (tyrosinase) für die Verwandlung der Insektenlarven, *Zool. Anz.*, 47, 123—124.

Догель, 1877. Anatomie und physiologie des Herzens der Larve von *Corethra plumicornis*, *Mém. Acad. Imp. St.-Pétersbourg*, 7, 24, 37.
Donato, 1938. L'urea nel sangue di bachi in quinta eta e negli escrementi durante tutto sviluppo larvale e crisalidale, *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, **13**, 735—736.
Drilhon A., 1934. Sur le milieu intérieur des Lépidoptères, *C. R. Soc. Biol.*, **115**, 1194 1195.
Drilhon A., 1935. Les réserves alcalines au cours de la métamorphose des Lépidoptères, *C. R. Soc. Biol.*, 118, 132—133.
Dubois A., 1886. Contribution à l'étude de la production de la lumière par les êtres vivants. Les Elatérides lumineux, *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 2, 1—275.
Dubuisson M., 1930. Des causes qui déclenchent et entretiennent les pulsations cardiaques chez les Insectes, *Arch. Biol.*, **39**, 249—270.
Dubuisson M., 1930. Contribution à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des Invertébrés. 3. Le centre d'automatisme et la propagation des excitations dans le coeur d'Hydrophile, *Arch. Biol.*, **40**, 83—97.
Duval M., Portier P., 1928. La teneur en phosphore minéral du sang de quelques Invertébrés, *C. R. Soc. Biol.*, **99**, 1831—1832.
Duwez Y., 1936. L'automatisme cardiaque chez le dytique, *C. R. Soc. Biol.*, **122**, 84—87.
Ewer R. F., 1942. On the function of haemoglobin in *Chironomus*, *J. exper. Biol.*, **18**, 197.
Fischer H., Henschel, 1931. *Hoppe Seyler's Z.*, **196**, 33.
Fischer R. A., 1936. The effect of acetic acid vapour treatment on blood cell count in the cockroach *Blatta orientalis* (*Blattidae*, *Orthoptera*), *Ann. Entom. Soc. Am.*, **28**, 146—153.
Florkin M., 1937. Sur la teneur du plasma sanguin des insectes en protéines, acide urique et CO_2 total, *Arch. internat. de Physiol.*, **45**, 2, 241—246.
Florkin M., 1943. Sur la composition organique du milieu intérieur des Invertébrés dulcicoles terrestres, *Bull. Soc. R. Sc. Belge*, **5**, 304.
Florkin M., Duchateau G., 1942. Sur les acides aminés du plasma sanguin des Insectes, *Bull. Cl. Sc. Acad. R. Belg.*, **28**, sér. 5, 373—376.
Florkin M., Duchateau G., 1943. Le graphique de précipitation par les phosphates du plasma sanguin d'un Insecte (*Hydrophilus piceus*), *Acta Biol. Belg.*, 1—2, 1.
Florkin M., Frappez G., 1939. Sur l'ammoniaque sanguine des Arthropodes, *C. R. Soc. Biol.*, **132**, 486.
Florkin M., Frapez G., 1940. Concentration de l'ammoniaque in vivo et in vitro dans le milieu intérieur des Invertébrés. III. Écrevisse, Hydrophile, Dytique, *Arch. internat. de Physiol.*, **50**, 197—202.
Florkin M., Lefebvre L., Laurent Y., 1941. Sur un nouvel exemple de variation de la courbe de position avec le pouvoir oxyphorique dans un sang à hémoglobine dissoute (*Chironomus*) et sur une raison d'être de l'hématie, *Acta Biol. Belg.*, **1**, 305.
Fox H. M., 1933. *Proc. R. Soc.*, **B112**, 479—495.
Fox H. M., 1945. The oxygen affinities of certain Invertebrates haemoglobins, *J. exper. Biol.*, **21**, 161—164.
Fox H. M., Simmonds B. G., 1933. Metabolic rates of aquatic Arthropods from different habitats, *J. exper. Biol.*, **10**, 67—74.
Freudenstein K., 1928. Das Herz und das Zirkulationssystem der Honigbiene, *Apis mellifica*, *Z. wiss. Zool.*, **132**, 404—475.
Fries E. F. B., 1929. *J. gener. Physiol.*, **10**, 227—237.
Gee N., 1911. The oenocytes of *Platyphylax designatus*, *Biol. Bull.*, **21**, 227—234.
Gerould J. H., 1933. Orders of Insects with heart beat reversals, *Biol. Bull.*, **64**, 424—431.
Gerretsen F. L., 1922. Einige Notizen über das Leuchten des javanischen Leuchtkäfer *Luciola vittata*, *Biol. Zbl.*, **42**, 1—9.
Geyer K., 1913. Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhämolymphe und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung, *Z. wiss. Zool.*, **105**, 349—499.
Glaser R. W., 1918. On the existence of immunity principles in insects, *Psyshe*, **25**, 39—46.
Glaser R. W., 1925. Hydrogen in concentration in the blood of insects, *J. gener. Physiol.*, **7**, 599—602.
Graber V., 1892. Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insekten, *Denk. Akad. Wien*, **63**, 803—866.
Grassé P. P., 1936. L'hémaphrorrhée, rejet réflexe du sang et d'air par les Acridiens phymatéides, *C. R. Acad. Sc.*, **204**, 65—67.
Grassé P. P., Lesperon L., 1935. Accumulation des colorants acides chez les ver à soie par des tissus différents suivant la voie d'accès, *C. R. Acad. Sc.*, **201**, 618—620.
Guignon G., 1936. Physiologie de l'aile des Lépidoptères, Thèse Paris, Jouve éd.

Haber V. R., 1926. The blood of insects, with special reference to that of the common household or croton cockroach *Blattella germanica*. II. The occurence of lipomicrons (microfat particles) in the blood of *Blattella germanica*, *Bull. Brooklyn Entom. Soc.*, 21, 61—100.
Hamilton H. L., 1939. The action of acetylcholine, atropine and nicotine on the heart of the grasshopper (*Melanoplus*), *J. cell. a. comp. Physiol.*, 13, 91—104.
Hamilton M. A., 1931. The morphology of the water scorpion, *Nepa cinerea* (*Rhynchota heteroptera*), *Proc. R. Soc.*, 1067—1136.
Harnisch D., 1943. Die sogenannten «Blutkiemen» der Larven der Gattung *Chironomus thummi*, *Biol. gener.*, 16, 593—609.
Harvey N., 1932. Photocellanalysis of the light of the cuban elaterid beetle *Pyrophorus*, *J. gener. Physiol.*, 15, 139—145.
Harvey N., Hall R. T., 1929. With the adult firefly luminesce when the larval organs are entirely removed, *Science*, 69, 253—254.
Harvey N., Stevens K. P., 1931. The brightness of the light of the west indian elaterid beetle *Pyrophorus*, *J. gener. Physiol.*, 12, 269—272.
Heidt K., 1936. Ueber das Leuchten der Collembollen *Onychiurus armatus* und *Achorutes muscorum*, *Biol. Zbl.*, 56, 100—109.
Heinemann C., 1886. Zur Anatomie und Physiologie der Leuchtorgane mexicanischer Cucujos, *Pyrophorus*, *Arch. mikr. Anat.*, 27, 296—383.
Heller J., 1932. *Biochem. Z.*, 255, 201—221.
Hemmingsen A. M., 1924. The blood sugar of some invertebrates, *Skand. Ark. Physiol.*, 45, 204—210.
Hemmingsen A. M., 1924. The action of insulin in the frog and some invertebrates, *Skand. Ark. Physiol.*, 45, 56—63.
Henneguy L. F., 1904. Les Insectes, Paris.
Hers M., 1942. Anaérobiose et régulation minérale chez les larves de *Chironomus*, *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 73, 173—179.
Hollande A. C., 1927. La signification de l'autohémorrhée des Insectes, *Arch. d'Anat. microsc.*, 22, 374—412.
Hollande A. C., 1930. La digestion du bacille tuberculeux par les leucocytes du sang des chenilles, *Arch. Zool.*, 70, 231—280.
Hopf H. S., 1940. The physiological action of abnormaly high temperatures on poikilothermie. III. Some changes occuring in the phosphorus distribution of the haemolymph of insects under the influence of abnormally high temperatures, *Biochem. J.*, 34, 1396—1403.
Hufnagel A., 1918. Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère *Hyponomeuta padella*, *Arch. Zool.*, 57, 47—202.
Jucci C., Deiana G., 1930. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, 5, 165—170.
Keilin D., 1917. Recherches sur les Anthomyides à larves carnivores, *Parasitology*, 9, 325—450.
von Kemnitz G. A., 1916. *Z. Biol.*, 67, 129—244.
Kemper H., 1932. Beiträge zur Biologie der Bettwanze *Cimex lectularius*. IV. Ueber das Zerreissen der Darmtraktus und die Mortalität unter ungünstigen Bedingungen, *Z. Parasitenk.*, 5, 112—137.
Kirrman, 1930; *см.* Timon-David. *An Fac. Sc. Marseille*, sér. 2, 13, fasc. 4.
Koch A., 1930. Ueber die vermeintliche Bakteriensymbiose von *Tribolium*. Ein Beitrag zur Oenocytenfrage, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 37, 38—62.
Koch A., Krog A., 1936. La fonction des papilles anales des larves de Diptères, *Ann. Soc. Sc. Bruxelles*, 61, 459—462.
Kocian V., Spacek M., 1934. Die Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration der Körperflüssigkeit von Coleopteren, *Zool. Jahrb., allg. Zool.*, 54, 180—190.
Kopaczewski, 1934. Traité de Biocolloidologie, 4; Paris, Gauthier-Villars.
Кожевников Г. А., 1900. Ueber der Fettkörper und die Oenocyten der Honigbiene, *Apis mellifica*, *Zool. Anz.*, 23, 337—353.
Ковалевский А. О., 1894. Études sur le coeur de quelques Orthoptères, *Arch. Zool.*, 2, 485—490.
Kramer A. C., 1937. Ueber die sogenannten Tracheenlungen von *Gryllus domesticus* und *Nepa cinerea*, *Zool. Anz.*, 117, 181—191.
Kremer J., 1919. Die Flügeldecken der Coleopteren, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 41, 175—272.
Kremer J., 1935. Die Oenocyten der Coleopteren, *Z. Mikr. Anat. Forsch.*, 11, 536.
Кренс Е. М., Ченыкаева Е. Ю., 1942. О дыхательной функции крови насекомых, *ДАН СССР*, 34, 154.
Kuwana Z., 1932. Reducing power of the body fluid of *Bombyx mori*, *Japan. J. Zool.*, № 7, 273—303.
Kuwana Z., 1937. The excretion of uric acid in the silkworm larva, *Japan. J. Zool.*, № 7, 305—309.
Kuwana Z., 1940. Reducing power... II. Reduction of redox dyes and oxygen uptake, *Japan. J. Zool.*, № 9, 127—137.

K u w a n a Z., 1940. The changes in the intensity of melanosis and the content of a phenol-like substance with development, *Proc. Imp. Acad. Sc.*, Tokyo, 16, 564—568.
Л а р ч е н к о К. И., 1933. Die Unempfänglichkeit der Raupen von *Loxostege sticticalis* und *Pieris brassicae* gegen Parasiten, *Z. Parasitenk.*, 5, 679—707.
L a s c h W., 1913. Einige Beobachtungen am Herzen der Hirschkäferlarve, *Z. allg. Physiol.*, 14, 312—319.
L a n g e H. H., 1932. *Z. Zellforsch. Mikr. Anat.*, 16, 753—805.
Л а з а р е н к о Ф., 1925. Beiträge zur vergleichenden Histologie des Blutes und des Bindgewebes. II. Die morphologische Bedeutung der Blut- und Bindgewebeelemente der Insekten (experimentelle Untersuchung), *Z. mikr. Anat. Forsch.*, 3, 409—499.
L e i f e r t H., 1935. Untersuchungen über den Exkretstoffswechsel bei Eiern, Raupen und Puppen von *Antherea pernyi*, *Zool. Jahrb.*, *allg. Zool.*, 55, 141—190.
L e n n o x F. G., 1940. Distribution of ammonia in larvae of *Lucilia cuprina*, *Nature*, 11, 268.
L e s p e r o n L., 1937. Recherches cytologiques et expérimentales sur le ver à soie, *Arch. Zool.*, 79, 1—156.
L o t m a r R., 1938. Untersuchungen über den Eisenstoffwechsel der Insekten, besonders der Honigbiene, *Rev. Suisse Zool.*, 45, 237—271.
M a c I n d o o N. E., 1923. Segmental blood vessels of the american cockroach *Periplaneta americana*, *J. Morphol.*, 65, 323—347.
M a c I n d o o N. E., 1931. *Smiths. Misc. Coll.*, 92, № 18, 1—70.
M a l a b o t t i A., 1934. *Akad. Wiss. Wien*, № 18.
M a l o e u f N. S. R., 1935. The myogenic automatism of the contraction of heart in Insect., *Ann. Entom. Soc. Am.*, 28, 332—337.
M a n u n t a C., 1935. Sul comportamento della permeabilita ghiandolare ai pigmenti (flavone e carotenoidi) negli incroci tra varie razze di bachi di seta, *Boll. Zool.*, 6, 4, 277—284.
M a n u n t a C., 1941. Sul metabolismo dei pigmenti carotenoidi nel bruco di cavolaia *Pieris brassicae* e nel suo endoparassita *Microgaster conglomeratus*, *Atti Accad. Naz. Lincei*, 8, 1, 151—153.
M a r c h a l P., 1910. Dictionnaire de physiologie de Ch. Richet, 273—386.
M a r c h l e w s k i L., U r b a n c z y k, 1933. *Biochem. Z.*, № 263.
M a y R. M., 1935. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 17, 1945—1953.
М е д в е д е в а Н. Б., 1936. Проблема специфичної реактивності безхребетних на інкрети хребетних. IV. Діяния адреналіну та інсулину на деяких безхребетних, *Мед. журн. АН УССР*, 6, вип. 2, 369—387.
M e l l a n b y K., 1939. The functions of insect blood, *Biol. Rev.*, 14, 243—260.
M e t a l n i k o v S. S., K o s t r i t s k y L., 1933. Contribution à l'étude des maladies des abeilles, *C. R. Soc. Biol.*, 114, 1290.
M e t a l n i k o v S. S., T o u m a n o f f C. C., 1930. Les cellules sanguines et la phagocytose chez le ver à soie, *C. R. Soc. Biol.*, 103, 965—967.
M e t c a l f R. C., 1943. The isolation of a red fluorescent pigment, lampyrine, from the lampyridae, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 36, 37—40.
M e t c a l f R. C., 1945. A study of the metabolism of chlorophyll in the squash bug *Anasa tristis*, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 38, 317—402.
M e y e r P. E., 1931. Ueber den Blutkreislauf der Ephemeriden, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 22, 1—52.
M e y e r P. E., 1934. Untersuchungen über die Aufnahme pflanzlicher Farbstoffe in den Körper der lepidopteren Larven, *Z. vergl. Physiol.*, 2, 173—209.
M u t t k o w s k i R. A., 1923. Studies on the blood of insects. I, II, III, *Bull. Brooklyn Entom. Soc.*, 18, 127—136; 19, 4—19.
N e w p o r t G., 1845. On the structure and development of the blood, *Abst. Roy. Soc. London*, 5, 544.
P a i l l o t A. C., 1923. Sur la variabilité du cycle évolutif d'un Ichneumonide parasite des larves de *Neurotoma nemoralis*, *C. R. Soc. Biol.*, 1045—1048.
P a i l l o t A. C., N o e l R., 1928. Recherches histophysiologiques sur le tissu adipeux des larves d'insectes (*B. mori* et *Pieris brassicae*), *Bull. Histol. appl.*, 5, 1—20.
P a i l l o t A. C., N o e l R., 1928. Recherches histophysiologiques sur les éléments du sang et les cellules péricardiales des larves d'insectes, *Bull. Histol. appl.*, 5, 105—128.
P a n t e l J., 1914. Recherches sur les diptères à larves entomobies. II. Les enveloppes de l'oeuf avec leurs dépendances; les dégâts indirects du parasitisme, *Cellule*, 28, 1—189.
P a r d i L., 1939. I corpi grassi degli Insetti, *Redia*, 25.
P a t t o n R. L., C r a i g B., 1939. The rate of excretion of certain substances by the larvae of the mealworm, *Tenebrio molitor*, *J. exper. Zool.*, 80, 437—457.
П а в л о в а М., 1895. Ueber ampullenartige Blutzirkulationsorgane im Kopfe verschiedenen Orthoptera, *Zool. Anz.*, 18, 7—13.
P e p p e r J. H., D o n a l d s o n F. T., H a s t i n g s E., 1941. Buffering capaci ty and composition of the flood serum and regurgitated juices of the Mormon cricket, *Anabrus simplex*, *Physiol. Zool.*, 19, 370—375.

Perez C., 1920. Sur les inclusions des cellules grasses des insectes pendant la métamorphose, *Arch. Zool.*, 59, 4—10.
Picken L. E. R., 1936. The mechanism of urine formation in Invertebrates, *J. exper. Biol.*, 13, 309—328.
Pfeiffer H., Stammer H. J., 1930. Pathogenes Leuchten bei Insekten, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 20, 136—171.
Pictet A., 1932. Écailles et respiration des papillons, *Lambilionea*, № 10, 182—187.
Pigorini et coll., 1931. *Ann. Staz. Bachic. sper. Padova*, 46, 848.
Poisson R., 1924. Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 48, 49—202.
Poisson R., 1928. *L'Anisops producta* (*Hemiptera, Notonectidae*), Observations sur son anatomie et sa biologie, *Arch. Zool.*, 65, 171—208.
Popovici-Basnozanu A., 1910. Le coeur et la fonction circulatoire chez *Megachile bombycina*, *Zool. Anz.*, 35, 628—630.
Portier P., Duval M., 1927. Concentration moléculaire et teneur en chlore du sang de quelques insectes, *C. R. Soc. Biol.*, 97, 1605—1606.
Поярков Э. Ф., 1906. Recherches histologiques sur les métamorphoses d'un Coléoptère, la Galéruque de l'orme, *Arch. d'Anat. microsc.*, 12, 333—474.
Prosser C. L., 1942. An analysis of the action of acetylcholine on heart, particularly in Arthopods, *Biol. Bull.*, 83, 144—164.
Radu V., 1932. Les cellules trachéales des Oestres du Cheval, *Arch. d'Anat. microsc.*, 3, 292—376.
Raffy A., Busnel R. G., 1937. Dérivés de la chlorophylle dans les excréments du *Leptinotarsa decemlineata*, *C. R. Soc. Biol.*, 126, 682.
Ries, 1932. Experimentelle symbiose studien. I. Mycetomtransplantationen, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 25, 184—234.
Roche R. D., Buck J. B., 1942. Studies on hydrogen ion concentration of insect blood and their bearing on in vitro cytological technique, *Physiol. Zool.*, 15, 293—303.
Rooseboom M., 1937. Contribution à l'étude de la cytologie du sang de certains insectes, avec quelques considérations générales, Thèse d'Utrecht, 17 juin 1937, 135 p.
Rouschall N., 1940. Osmotische Werte wirbelloser Landtiere, *Z. wiss. Zool.*, 153, 196—217.
de Sinety R., 1901. Recherches sur la biologie et l'anatomie des phasmes, *Cellule*, 19, 118—275.
Snell P. A., 1931. The neuromuscular mechanism controlling flashing in the Lampyrid flies, *Science*, 73, 372—373.
Stammer H. J., 1935. Zur Biologie und Anatomie der leuchtenden Pilzmückenlarve *Ceroplates testaceus*, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 26, 135—146.
Stammer H. J., 1935. Das Leuchten der Collembolle *Achorutes muscorum*, nebst Bemerkungen über die in Deutschland leuchtenden Landtiere, *Biol. Zbl.*, 55, 178—182.
Staudenmayer T., Stellwaag F., 1939—1940. Ueber die Wasserstoffionenkonzentration und das Pufferungvermögen des Darmes von *Clysia ambiguella*, *Polychrosis botrana* und einigen anderen Insekten sowie ihres Futters, *Z. angew. Entom.*, 26, 589—560.
Steche O., 1913. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 23, 272—281.
Steiner G., 1932. Die Automatie und die zentrale Beeinflussung des Herzens von *Periplaneta americana*, *Z. vergl. Physiol.*, 16, 290—304.
Steudel W., 1912. Beiträge zur Kenntnis der Oenocyten von *Ephestia kühniella*, *Z. wiss. Zool.*, 102, 136—168.
Stewart C., Tauber O. E., 1942. Circulation in the wings of the cockroach, *Blattella germanica*, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 35, 57—67.
Strauss J., 1911. Die chemische Zusammensetzung der Arbeitsbienen und Drohnen während ihren verschiedenen Entwicklungsstadien, *Z. Biol.*, 61, 347—397.
Tauber O. E., 1937. The effect of ecdysis on the number of mitotically dividing cells in the hemolymph of the insect *Blatta orientalis*, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 30, 35—39.
Tauber O. E., Clare S., 1942. Circulation in the wings of the roach *Blatella germanica*, Circulation in unsclerotized wings under normal and experimental conditions, *Trans. Am. microsc. Soc.*, 61, 290—316.
Tauber O. E., Yeager J. F., 1935. On total hemolymph (blood) cell counts of insects, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 28, 229—240.
Tauber O. E., Yeager J. F., 1936. On the total hemolymph... II. *Neuroptera*, *Coleoptera*, *Lepidoptera* and *Hymenoptera*, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 29, 112—118.
Taylor A., 1935. Experimentally induced changes in the cell complex of the blood of *Periplaneta americana* (*Blattidae, Orthoptera*), *Ann. Entom. Soc. Am.*, 28, 135—145.
Thomsen E. Z., 1938. Ueber den Kreislauf im Flügel der Musciden mit besonderer Berücksichtigung der akzessorischen pulsierenden Organen, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 34, 416—428.

Timon-David J., 1930. Recherches sur les matières grasses des Insectes, *Ann. Fac. Sc. Marseille*, 4 (2), 27—207.
Tirelli M., 1936. Osservazioni sul ritmo e sul mecanismo delle inversioni circolatorie durante la metamorfosi di *Saturnia pavonia major*, *Arch. Zool. Ital.*, 22, 279—307.
Toth L., 1937. Entwicklungszyklus und symbiose von *Pemphigus spirothecae*, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **33**, 412—437.
Vaney C., Pelosse J., 1922. Relation entre le sang et la coloration du cocon chez *Bombyx mori*, *C. R. Acad. Sc.*, **174**, 1372—1374.
Verworn M., 1892. Ein automatisches Zentrum für die Lichtproduktion bei *Luciola italica*, *Zbl. Physiol.*, 6, 69.
Vicher M., 1928. Contribution à l'étude de l'immunité chez les insectes, Thèse de Montpellier.
Walling E. L., 1906. The influences of gases and temperature on the cardiac and respiratory movements of the grasshopper, *J. exper. Zool.*, **3**, 621.
Walshe B. M., 1947. On the function of haemoglobin in *Chironomus* after oxygen lack, *J. exper. Biol.*, 23, 329.
Walshe B. M., 1947. The function of haemoglobin in *Tanytarsus*, *J. exper. Biol.*, **23**, 343.
Walter, 1922. Beiträge zur Kenntnis der Larven von *Hypoderma* und *Gastrophilus*, *Zool. Jhrb.*, *System.*, 45, 587—608.
Weber H., 1930. Biologie der Hemiptere, Springer, Berlin.
Weinland E., 1908. Ueber die Bildung von Fett aus eiweisartiger Substanz im Brei der *Calliphora*-Larven, *Z. Biol.*, 51, 197—278.
Weismann A., 1865. Die Metamorphose von *Corethra plumicornis*, *Z. wiss. Zool.*
Wenig K., Joachim J., 1936. The effect of insulin on lymph sugar in the silkworm, *Vest. Českosl. Zool Společ.*, Praze, **3**, 90—92.
Wigglesworth V. B., 1931. Effect of dessication on the bed bug, *Cimex lectularius*, *Nature*, **127**, 307—308.
Wigglesworth V. B., 1933. The physiology of cuticle and ecdysis in *Rhodnius prolixus* (*Triatomidae*, *Hemiptera*) with special reference to the function of oenocytes and of the dermal glands, *Q. J. microsc. Sc.*, **76**, 269—318.
Wigglesworth V. B., 1934. The physiology of ecdysis in *Rhodnius prolixus*. Factors controlling moulting and metamorphosis, *Q. J. microsc. Sc.*, **77**, 191—222.
Wigglesworth V. B., 1937. Wound healing in an insect, *Rhodnius prolixus*, *J. exper. Biol.*, 14, 364—381.
Wigglesworth V. B., 1937. A simple method of volumetric analysis for small quantities of fluid (estimation of chloride in 0,3 μ of tissue fluid), *Biochem. J.*, **31**, 1719—1722.
Wigglesworth V. B., 1938. The regulation of osmotic pressure and chloride concentration in the haemolymph of mosquito larvae, *J. exper. Biol.*, 15, 235—247.
Wigglesworth V. B., 1943. The fate of haemoglobin in *Rhodnius prolixus* and other blood sucking arthropods, *Proc. R. Soc.*, 5, 131, 313—339.
Yamafuji K., 1934. Au sujet de la biochimie du ver à soie, *Biochem. Z.*, 225—228.
Yeager J. F., 1938. Mechanographic method of recording insect activity with reference to the effect of nicotine on the isolated heart preparation of *Periplaneta americana*, *J. Agr. Res.*, 46, 207.
Yeager J. F., 1939. Electrical stimulation of isolated heart preparation from *Periplaneta americana*, *J. Agr. Res.*, 59, 121—138.
Yeager J. F., 1945. The blood picture of the southern armyworm, *Prodenia eridania*, *J. Agr. Res.*, **71**, 1—38.
Yeager J. F., Fay R. W., 1936. Micromethod for determining insect hemolymph specific gravity, *Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med.*, **32**, 1667—1669.
Yeager J. F., Gahan J. B., 1937. Effect of the alkaloid nicotine on the rythmicity of isolated heart preparation from *P. americana*, *J. Agr. Res.*, 55, 1—19.
Yeager J. F., Hager A., 1934. On rate of contraction of isolated heart and malpighian tubules of the insect *P. americana*, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 15, 252—272.
Yeager J. F., Heishmann R. C., 1945. Some effects of antisera on the larvae of the southern armyworm *Prodenia eridania*, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 38, 45—52.
Yeager J. F., Hager A., Straley J. M., 1935. Some physiological effects of certain aliphatic thyocyanates on the isolated heart preparation from the cockroach.
Yeager J. F., Knight H. H., 1933. Microscopic observations on blood coagulation of several species of insects, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 26, 591—602.
Yeager J. F., Munson S. C., 1942. Histochemical detection of glycogen in blood cells of the southern armyworm, *Prodenia eridania*, and in other tissues especially mid gut epithelia, *J. Agr. Res.*, **60**, 237.
Yeager J. F., MacGovran E. R., Munson S. C., Mayer E. L., 1942. Effect of blocking haemocytes with Chinese ink and staining nephrocytes with trypan blue upon the resistance of the cockroach, *Periplaneta americana*, to sodium arsenite and nicotine, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 36, 23—40.

Yeager J. F., Shull W. E., Farrar M. D., 1932. On the coagulation of blood from the cockroach *P. orientalis* with special reference to the blood smears, *Iowa St. Coll. J. Sc.*, 6, 325.

Yeager J. F., Tauber O. E., 1932. Determination of the total blood volume in the cockroach, *Periplaneta fuliginosa*, with special reference to method, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 25, 315—327.

Yeager J. F., Tauber O. E., 1933. On counting mitotically dividing cells in the blood of the rockroach, *Iowa St. Coll. J. Sc.*, 25, 861—863.

Yeager J. F., Tauber O. E., Hendrickson G. O., 1933. A simple method of demonstrating blood circulation in the wings and wing-pads of the cockroach P. *americana*, *Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med.*, 39, 858—860.

Yokoyama T., 1927. *Proc. Imp. Acad. Sc.*, Tokyo, 5, 483—486.

Yokoyama T., 1936. Histological observations on a non moulting strain of silkworm, *Proc. R. Entom. Soc. London*, A 11, 35—44.

Zakolska Z., 1929. Recherches histochimiques sur le tissu adipeux des larves et des nymphes de *Tenebrio molitor*, *Bull. Assoc. Anat.*, 515—519.

Заварзин А. А., 1911. Histologische Studien über Insekten. I. Das Herz der *Aeschna*-Larven, *Z. wiss. Zool.*, 97, 481—510.

Глава VI

ДЫХАНИЕ

ТРАХЕИ

Воздух доставляется ко всем органам насекомых при помощи тонких разветвляющихся трубочек—трахей.

Стенки трахей состоят из слоя эпителия, довольно высокого у отверстия дыхалец, или стигм, и сильно уплощенного в концевых разветвлениях. Клетки эпителия выделяют кутикулу, характеризующуюся спиральными складками, иногда очень неправильными и полностью исчезающими у отверстия дыхалец. По длине трахеи эти складки иногда сливаются вместе, образуя на поверхности трахеи прямоугольный рисунок (Марку, 1931), или же дают внутрь просвета трахеи нитевидные выросты (Стокс, 1893). Кутикула построена так же, как и покровы насекомого или выстилка выводных протоков кожных желез. В крупных стволах трахей имеется двойной слой кутикулина и хитина, а в наиболее тонких ответвлениях—только эпикутикула, чрезвычайно тонкая и легко проницаемая для воды (Уигглсуорз, 1930); она сбрасывается при каждой линьке (Тигс, 1922). На поперечном разрезе трахея всегда представляется круглой, причем эта форма сохраняется вследствие наличия спиральных складок кутикулы. У личинок плавунцов и комаров трахеи на поперечном разрезе имеют овальную форму; спиральные нити ее слабо развиты, вследствие чего трахеи спадаются при уменьшении в них давления воздуха. У насекомых различных видов имеются *воздушные мешки*, образующиеся вследствие местного расширения трахейного ствола (*Melolontha*) или слияния и расширения нескольких трахей. Эти мешки весьма объемисты (*Orthoptera—Dytiscus* и *Apis*), и от них отходит множество тонких трахей к прилежащим тканям. Эти мешки обычно находятся в спавшемся состоянии во всех участках тела, за исключением головы и груди, в которых воздушные камеры неизменно заполнены воздухом и сохраняют свой объем. Сквозь воздушные мешки могут проходить нервы и мышцы, покрытые трахейной пелликулой и кутикулой («вывернутые трахеи»—Дженет, 1911). Трахеи диаметром 2—5 μ оканчиваются крупной звездчатой клеткой—*концевой клеткой трахеи*, разветвляясь в ее цитоплазме на пучок *трахеол* диаметром меньше 1 μ и лишенных спиральных нитей. Эти концевые клетки, вероятно, гомологичны клеткам трахейного эпителия, выделяющим вещество спиральных нитей. В тех случаях, когда трахеолы ответвляются не целым пучком, а отходят от крупных стволов трахей одиночными веточками, они не заканчиваются концевыми клетками (Девис, 1927).

Некоторые органы, как, например, яичники и семенники, иногда одеты богатой трахеями рыхлой оболочкой, образованной множеством слившихся концевых трахейных клеток. Именно из этой ткани и образуются «перитонеальные оболочки» и другие более или менее хорошо обособленные ткани вокруг кишечника. Имеются сведения о том, что в этой ткани могут дифференцироваться мышцы и эластические волокна (Риде, 1912). Трахеолы либо проникают непосредственно в цитоплазму (органы свечения, жировое тело, ректальные железы *Muscidae*, анальные бугорки комаров), либо оканчиваются на поверхности клеток (клетки кишечника). Они также иногда

образуют сети внутри (летательные мышцы) или на поверхности мышечных клеток (мышцы ног). Трахеолы, как правило, заканчиваются совершенно изолированно друг от друга, не образуя анастомозов.

ЖИДКОСТЬ, ЗАПОЛНЯЮЩАЯ ТРАХЕИ

В концевых отделах трахеол обычно обнаруживается жидкость, которая в различных участках тела заполняет более или менее крупные трахеи; например, в брюшке блох жидкость находится даже в трахеях диаметром 0,2—0,3 μ, тогда как в мышцах ног трахеи такого размера заполнены воздухом на всем протяжении, прослеживаемом под микроскопом; то же самое наблюдается и у *Anoplura.* Диаметр трахеол так мал, что сила капиллярности, под влиянием которой в них поступает жидкость, должна соответствовать примерно 10 *атм.* Следовательно, проникновению жидкости должна противодействовать равная сила: очевидно, это способность коллоидов трахейных стенок впитывать воду (Уигглсуорз, 1930—1938). При сокращении мышц жидкость проникает в трахеолы еще глубже, и можно думать, что осмотическое давление гемолимфы в это время возрастает. В состоянии покоя метаболиты, появление которых вызывает повышение осмотического давления, должны окислиться и исчезнуть, давление понизится и концевые отделы трахеол вместо жидкости заполнятся воздухом. Однако в действительности эти изменения происходят настолько быстро, что жидкость трахеол не успевает выделиться из гемолимфы или вновь попасть в кровяное русло при вытеснении ее из трахеол. Правда, при анаэробиозе жидкость из трахей исчезает в течение 1 мин., но для накопления такого количества метаболитов, которое было бы способно изменить осмотическое давление, потребовался бы, по крайней мере, в 2,5 раза больший срок. Однако у личинок *Aëdes aegypti*, приспособившихся к пребыванию в 1,2-процентном растворе NaCl, осмотическое давление значительно выше, чем у контрольных личинок, и, тем не менее, жидкость из этих трахеол не исчезает. То же наблюдается и у личинок *Aëdes detritus*, осмотическое давление гемолимфы которых может изменяться в солоноватой воде, тогда как уровень жидкости в трахеолах остается неизменным (Бидл, 1939). Очевидно, причину исчезновения жидкости из трахеол следует искать в изменении стенок трахейных клеток, а не гемолимфы. Недостаток кислорода вызывает падение окислительно-восстановительного потенциала, вследствие чего увеличивается расстояние между группами, соединенными сульфгидрильными мостиками. Проникновение воды в канал трахеол можно объяснить тем, что стенки их клеток, обращенные в просвет трахеи, значительно более проницаемы, чем наружные стенки, омываемые гемолимфой. В подтверждение этого предположения можно привести результаты различных опытов. В изолированной средней кишке *Blattella*, помещенной в раствор Рингера, изотоничный для лягушки, можно понизить проницаемость клеток при помощи сапонина, углекислого газа и солей калия. При этом вода заимствуется из раствора Рингера, а не из трахеол. В гипертоническом растворе Рингера клетки сжимаются и трахеолы опустевают; однако минут через 20 клетки приспосабливаются к среде, принимают свой прежний объем и трахеолы вновь заполняются жидкостью. Вещества, стимулирующие процессы окисления (витамины B_1, B_2 и C, фумаровая и янтарная кислоты) и препятствующие восстановлению (фтористый натрий, монойодуксусная кислота, флоридзин), способствуют удержанию жидкости в трахеолах. Напротив, вещества, препятствующие окислению (CO, H_2S, цистеин), стимулирующие процессы восстановления (метаболиты, клеточные экстракты) или препятствующие проявлению эффекта Пастера (этилизоциамид, глутатион, малонат натрия), вызывают удаление жидкости из трахеол. Цианистоводородная кислота является исключением, так как

она тормозит процессы окисления и в то же время способствует удержанию жидкости в трахеолах; последнее связано, очевидно, с непосредственным влиянием этой кислоты на проницаемость клеток, повышение которой и вызывает поглощение жидкости из раствора Рингера. Все эти факты доказывают, что содержание жидкости в трахеолах зависит от изменения всасывания жидкости белками клеточной оболочки (Бульт, 1939).

Вся система трахеол формируется еще до того, как в дыхательные пути насекомого начинает проникать воздух, что происходит у блох и у личинок мучного хрущака еще на эмбриональной стадии развития (Сайкс и Уигглсуорз, 1931), а у большинства насекомых—после вылупления из яйца. У водяных насекомых трахеолы заполняются газом еще в то время, когда личинка погружена в воду. Следовательно, в трахеи воздух поступает из окружающей среды (*Chironomidae*—Кейлин, 1924; *Odonata*—Тийар, 1917) или же из жидкостей тела, как, например, у мух (Вейсман, 1863) и чешуекрылых (Сайкс и Уигглсуорз, 1931), у которых трахеи заполняются воздухом в то время, когда дыхальца насекомого еще закрыты. У личинок *Aëdes aegypti* жидкость из трахей удаляется клетками последних, и этот процесс может продолжаться в течение нескольких дней, если личинкам не удается подняться на поверхность воды. Подобное явление, очевидно, регулируется нервной системой (Кейлин, 1924; Сайкс и Уигглсуорз, 1931). Перед каждой линькой пространство между новой и старой кутикулой трахей заполняется жидкостью, которая затем всасывается клетками трахейной оболочки.

КОЖНОЕ ДЫХАНИЕ

Проблема кожного дыхания до сих пор остается открытой. *Periplaneta* не погибает при закупоривании его дыхалец парафином; казалось бы, этот факт говорит о наличии у него кожного дыхания; однако это насекомое также легко переносит и полное отсутствие кислорода. Если же закрыть дыхальца саранчи, то насекомое начинает производить усиленные дыхательные движения и у него появляются несомненные признаки асфиксии; при покрывании же лаком всей поверхности тела, за исключением дыхалец, насекомое не страдает. Кожное дыхание, повидимому, не имеет большого значения, и весь потребный для дыхания воздух проходит через трахеи; последние особенно многочисленны в органах с интенсивным обменом. Восcстановленный индиго-синий, инъицированный в полость тела насекомого, окисляется только в участках, прилегающих к трахейной сети, а не у поверхности тела (Реми, 1925). Однако у личинок *Calliphora* с лигатурой, наложенной у передних и задних дыхалец, довольно значительное количество кислорода поглощается через поверхностные покровы средней части тела, лишенной дыхалец (Френкель и Херфорд, 1938).

ДИФФУЗИЯ КИСЛОРОДА

Стенки трахеол легко проницаемы для газа (Уигглсуорз, 1930; Франкенберг, 1915; Дамант, 1924), и можно предположить, что он проникает сквозь них путем диффузии. Но каким же образом кислород достигает самых тонких концевых отделов трахеол? Крог считает, что если учесть средний диаметр и длину трахей, количество поглощаемого кислорода и диффузионную константу этого газа, то одного процесса диффузии достаточно как для глубокого проникновения кислорода в трахеи, так и для поддержания в них парциального давления кислорода лишь на 2—3% ниже, чем в окружающей атмосфере.

Два серьезных возражения заставляют нас отвергнуть теорию Крога.

Во-первых, в расчетах Крога принимается, что дыхальца насекомого всегда открыты, тогда как они открываются лишь на очень короткий срок, достаточный для совершения вдоха и выдоха; остальное же время они герметически закрываются при помощи сложных приспособлений, что предохраняет насекомое от испарения влаги. Закрывание дыхалец, безусловно, является физиологической необходимостью; если, например, заставить *Periplaneta* держать дыхальца постоянно открытыми (что достигается содержанием насекомого при 33°), то он очень быстро погибает от обезвоживания организма. Следовательно, выведенная по расчетам Крога величина парциального давления в трахеолах ошибочна.

Во-вторых, Крог в качестве объекта использовал крупных гусениц, мало подвижных и не производящих дыхательных движений. Как применить его расчеты к таким быстро передвигающимся и активным насекомым, как таракан, который также обычно не производит дыхательных движений? Каким образом диффузия обеспечивает достаточное количество кислорода мышцам? *Теория Крога не дает удовлетворительного объяснения механизма проникновения кислорода в концевые отделы трахеол.*

Имеются данные о диффузии кислорода через покровы тела у некоторых групп насекомых (*Tenebrio*, *Calliphora*, *Chaerocampa*—Френкель и Херфорд, 1938), однако количество поглощенного таким образом кислорода слишком невелико, чтобы иметь какое-либо значение в процессе дыхания.

Теории, выдвинутые для объяснения механизма проникновения кислорода в организм насекомого, придают слишком мало значения *клеткам стенок трахей*. Правда, некоторые исследователи отмечают совершенно особый метаболизм этих клеток. У прямокрылых насекомых многие клетки трахей содержат гранулы акридиоксантина или омматина—веществ, легко окисляющихся и восстанавливающихся; вполне возможно, что эти вещества играют роль в кислородном обмене (Риде, 1912). Другие авторы склонны приписывать подобную роль концевым клеткам трахей (Реми, 1925; Лэнд, 1911). Во всяком случае, цитоплазма этих клеток, повидимому, обладает совершенно особыми окислительными свойствами: в ней мгновенно окрашивается лейкоформа индиго-синего (Реми, 1925). Кроме того, эта цитоплазма является активным восстановителем и легко обесцвечивает бензидиновый синий. Указанные свойства специфичны для клеток трахей. Вполне допустимо, что эти клетки, в силу своей восстановительной способности, играют роль в удалении кислорода из трахеол; при их помощи окисляются различные продукты обмена, выделяемые затем в гемолимфу. Клетки трахей не пассивно пропускают кислород, а активно участвуют в его обмене (Заврель, 1920; Бабак, 1912).

Если это действительно так, то активное поглощение кислорода должно привести к понижению давления внутри трахейной сети и воздушных мешков (см. ниже). Подобное явление, повидимому, происходит у блохи *Xenopsylla cheopis*, у которой отсутствуют дыхательные движения, а дыхальца ритмично открываются и закрываются. При возбуждении насекомого дыхальца открываются на более продолжительное время; ритм этих движений ускоряется при повышении температуры. Во время закрывания дыхалец трахеи и даже наиболее тонкие трахеолы запустевают и спадаются (Уигглсуорз, 1935). Подобное же явление наблюдается и у личинок комаров, выдерживаемых под водой в течение продолжительного времени. При открывании дыхалец вся дыхательная система вновь заполняется воздухом. Трудно предположить, что спадание трахей обусловливается лишь процессом диффузии, и еще труднее объяснить их внезапное расширение при отсутствии дыхательных движений.

Гипотеза, согласно которой падение давления в трахеях обусловлено особой активностью трахейных клеток, дает объяснение описанному явле-

нию; эта гипотеза подтверждается рядом опытов, проведенных на блохе ежа *Xenopsylla erinaceae* (Херфорд, 1938).

Однако у насекомых, производящих дыхательные движения, повидимому, следует предполагать наличие *фазы сжатия* (Мак-Кутчеон, 1939), облегчающей проникновение воздуха в глубину трахеол (рис. 32).

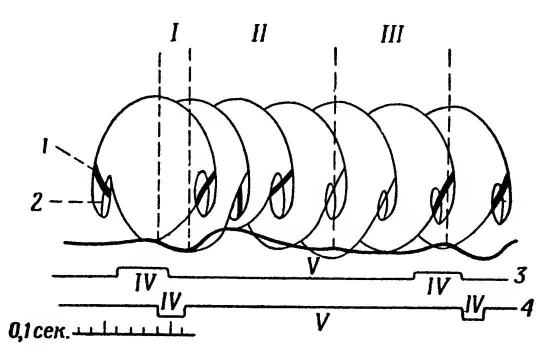


Рис. 32. Фаза сжатия. Схематический разрез 2-го брюшного сегмента. Жирной линией изображены сократившиеся мышцы.

I—вдох; *II*—фаза сжатия; *III*—выдох; *IV*—открытые дыхальца; *V*—закрытые дыхальца. *1*—мышца, сокращающаяся при выдохе; *2*—мышца, сокращающаяся при вдохе; *3*—дыхальца брюшка (выдыхающие); *4*—дыхальца среднегруди (вдыхающие). (По Мак-Кутчеону, 1939.)

Одним словом, факторы, возможно, влияющие на проникновение кислорода в трахеолы, можно расположить в порядке их убывающего значения:

1) фаза сжатия при выдохе (см. ниже);

2) поглощение кислорода клетками трахей;

3) проницаемость наружных покровов насекомого для кислорода;

4) диффузия кислорода в трахеолы;

5) мышечная активность.

ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАЛЕЦ

Как мы уже упоминали, дыхальца открываются и закрываются строго ритмично, но на различный промежуток времени. Эти движения подчиняются двойной регуляции—нервной и химической.

НЕРВНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ

В дальнейшем мы увидим, что у насекомых многих видов воздух вдыхается через грудные и выдыхается через брюшные дыхальца. Эти две группы дыхалец открываются не одновременно. Продолжительность времени, в течение которого дыхальца остаются открытыми и закрытыми, была измерена и оказалась весьма постоянной, с точностью до нескольких сотых секунды. Этот ритм обусловливается особым строением клапанов дыхалец; при повышении и понижении давления, вызываемых дыхательными движениями, одни из них открываются наружу, а другие—внутрь тела насекомого. Однако под влиянием сильных доз углекислого газа, различных ядов или даже без видимых причин направление циркуляции воздуха может измениться, т. е. он начинает входить через брюшные дыхальца и выходить через грудные. Следовательно, приходится предположить, что ритмом открывания и закрывания дыхалец управляет нервная система, так как в данном случае вряд ли можно предполагать наличие химической регуляции. По крайней мере необходимо принять наличие нервной координации между дыхательными движениями и работой дыхалец. По мнению некоторых исследователей, грудные ганглии управляют движениями дыхалец, а брюшные—дыхательными движениями (Френкель, 1932). Действительно, сфинкторы дыхалец иннервируются ветвями сегментарных нервов, однако они связаны также с нервными центрами грудного отдела. У блохи *Xenopsylla cheopis* при разрушении последних понижается чувствительность брюшных дыхалец к отсутствию кислорода. Такая пониженная чувствительность и замедленные реакции дыхалец сохраняются и при полном удалении

центральной нервной системы (Хазельхоф, 1927; Уигглсуорз, 1935). Последнее можно, конечно, объяснить и наличием одной лишь химической регуляции; возможно также, что существует периферическая нервная система с нервным ганглием для каждого из дыхалец, как, например, у *Cossus* (Ландуа и Телен, 1867).

Во всяком случае, продолжительное открывание стигм, сопровождающее у блох мышечную работу, повидимому, всегда происходит в результате чисто химической стимуляции, а не возбуждения нервной системы (Уигглсуорз). Ускорение ритма открывания и закрывания дыхалец при повышении температуры объясняется влиянием последней на общий обмен насекомого и, разумеется, на обмен нервной системы.

ХИМИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ

Можно установить зависимость между ритмом работы дыхалец и составом вдыхаемой смеси газов.

При *содержании кислорода* в среде ниже 1% дыхальца остаются открытыми (*Xenopsylla*—Уигглсуорз, 1935). Продолжительность времени, в течение которого дыхальца остаются открытыми, регулируется *количеством углекислого газа, накопившимся в организме* при закрытых дыхальцах, и, следовательно, продолжительностью последнего периода. Чем дольше дыхальца были закрыты, тем более продолжительное время они будут открыты. При *повышении содержания углекислого газа в окружающей среде* дыхальца остаются открытыми в течение более продолжительного времени.

В самом деле, для выделения через дыхальца растворенного в жидкостях тела углекислого газа требуется некоторый промежуток времени; увеличение же содержания углекислого газа в окружающей среде замедляет этот процесс. Принимая такое толкование, следует все же учесть, что большое количество выдыхаемого насекомым углекислого газа выделяется не через дыхальца, а через наружные покровы тела; может быть, в действительности последнее обусловливается импульсами, посылаемыми нервной системой, возбуждаемой углекислым газом. Во всяком случае, при содержании в воздухе 1% углекислого газа дыхальца открываются на вдвое более длительный срок; при содержании 2% они больше не закрываются; при содержании 10% восстанавливается ритмическое закрывание и открывание дыхалец, которое сохраняется еще и при наличии 15% углекислого газа; при содержании 20—30% все дыхальца вновь остаются открытыми (*Periplaneta*—Хазельхоф, 1927).

Чистый кислород увеличивает продолжительность времени, в течение которого дыхальца остаются открытыми, но механизм этого явления пока еще не ясен.

Как мы уже сообщали, химическая регуляция проявляется независимо от влияния центральной нервной системы; при полном разрушении последней под действием пиретрума (Уигглсуорз, 1941) или же при полном отделении участка покровов вместе с дыхальцами от остального тела дыхальца продолжают работать и реагировать на присутствие углекислого газа. Следует отметить, что эффективность окуривания насекомых инсектисидами возрастает при повышенном содержании углекислого газа или при недостатке кислорода в окружающей среде, так как в этих условиях дыхальца остаются открытыми в течение более продолжительного времени (Коттон, 1932).

Это явление, возможно, объясняется тем, что в организме насекомого при анаэробиозе изменяется содержание молочной кислоты, однако, как мы увидим дальше, механизм самого анаэробиоза также мало понятен; тем не менее инъекция насекомому молочной кислоты действительно вызывает у него открывание дыхалец (Штан, 1928).

РОЛЬ ДЫХАЛЕЦ В РЕГУЛЯЦИИ СОДЕРЖАНИЯ ВОДЫ В ОРГАНИЗМЕ

В большинстве случаев дыхальца насекомых снабжены особыми отростками, щетинками и т. п., особенно развитыми у насекомых, обитающих в пустыне (Бергольд, 1935), дыхальца которых очень малы и находятся в закрытом состоянии значительно более продолжительное время, чем в открытом. Повидимому, все подобные образования служат для предохранения насекомого от потери воды во время вентиляции. Действительно, блоха *Xenopsylla*, дыхальца которой заставляют оставаться открытыми путем помещения ее в среду, содержащую 5% углекислого газа, теряет вдвое больше воды, чем контрольные особи (Уигллсуорз). Обильно питающаяся личинка хрущака *Tenebrio* теряет воды на 0,051 *мг/час* больше нормы в сухом воздухе и на 0,125 *мг/час*—в воздухе, содержащем 5% углекислого газа; после длительного же голодания, которое вызывает понижение обмена насекомого и замедление ритма работы дыхалец, потеря воды в сухом воздухе превышает норму лишь на 0,015 *мг/час*, а в воздухе с 5-процентным содержанием углекислого газа—на 0,111 *мг/час* (Мелленби, 1934).

ВЕНТИЛЯЦИЯ ТРАХЕЙНОЙ СИСТЕМЫ. ФИЗИОЛОГИЯ ЭТОГО ПРОЦЕССА

Большинство насекомых производит дыхательные движения, которые очень легко регистрируются при помощи чрезвычайно простых приспособлений (Плато; Реген, 1911; Френкель, 1932; Шовен, 1941). Форма получаемой при этом кривой определяется видом насекомого. Прямокрылые *Acridiidae*, *Tettigoniidae*, *Blattidae* и *Gryllidae* дают совершенно различные кривые. Форма кривых у *Acridiidae* и у *Phasmida* довольно близка, тогда как у других видов насекомых между короткими и прерывистыми дыхательными движениями отмечаются длительные паузы. Эти паузы всегда совпадают с выдохом (а не со вдохом, как утверждает Плато).

Вдох обычно менее продолжителен, чем выдох, за исключением *Pholidoptera*, у которых наблюдается обратное соотношение (табл. 43).

Таблица 43

ЧАСТОТА И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ДЫХАТЕЛЬНЫХ ДВИЖЕНИЙ У РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ[1]

Насекомое	Частота дыхательных движений в 1 мин.	Продолжительность вдоха[2]	Продолжительность выдоха[2]	Продолжительность дыхательного движения[2]	Продолжительность паузы[2]
Tettigonia	42	1,8	2,3	4,1	2,8
Phaneroptera	73	1,0	1,3	2,3	0,9
Leptophyes	24	1,7—10	1,6—4	16,0	6,0—12,5
Pholidoptera	60	1,5	1,0	2,5	1,4
Homocoryphus	96	0,55	9,0	1,45	0,5
Gryllus	60	0,5	0,5	1,0	2,0
Gryllulus	60	0,5	0,6	1,1	2,0
Carausius	18	7,5	12,5	20,0	Отсутствует
Periplaneta	30	0,5	2,2—8,4	8,5	7,0

[1]) Все измерения проводились на взрослых насекомых при температуре 25°.

[2]) Ввиду отсутствия ссылки на первоисточник материалов, приведенных в этой таблице, нам не удалось уточнить единицы, в которых выражена продолжительность дыхательных движений. По данным таблицы можно судить лишь об относительной продолжительности этих движений.— *Прим. ред.*

Дыхательный ритм ускоряется с увеличением размера насекомого (при 25° у *Tettigonia viridissima* 42 движения в 1 мин., а у мелких *Homocoryphus* 96 движений) и, разумеется, с повышением температуры. Следует отметить, что внутренний механизм действия дыхательных центров у *Acridiidae* и *Tettigoniidae* должен быть различным, так как у последних нервные центры управляют сокращением и расслаблением только мышц, участвующих в выдохе, тогда как у первых они регулируют, кроме того, и сокращения мышц, работающих при вдохе (Шовен, 1941). *Acridiidae* относятся к тем немногочисленным видам насекомых, у которых вдох производится активно, а не зависит от эластичности стенок тела.

Основным различием в дыхании насекомых и позвоночных является наличие у первых *фазы сжатия* (см. выше), следующей за вдохом. Дыхальца, через которые воздух выдыхается, остаются закрытыми в течение нескольких сотых секунды и открываются лишь спустя некоторое время после начала выдоха—приспособление, служащее, очевидно, для того, чтобы через дыхательную систему воздух выводился под давлением. В стволах трахей и в особенности в воздушных мешках существует некий градиент сжатия и вентиляции; трахеи, расположенные вблизи дыхалец и наиболее удаленные от них, заполняются воздухом и освобождаются от него не одновременно. Фаза сжатия наблюдается и у таких насекомых, как, например, *Carausius* (Дюбюиссон, 1926; Мак-Кутчеон, 1939), когда у них возникают дыхательные движения под влиянием высокой температуры.

ТИПЫ ДЫХАТЕЛЬНЫХ ДВИЖЕНИЙ

У большинства насекомых дыхательные движения выражаются в ритмичном поднимании и опускании стернитов брюшка (*Orthoptera*); однако часто перемещаются не стерниты, а тергиты (*Coleoptera*) или же происходят перистальтические движения всего брюшка, как, например, у комара *Tipula*, у которого было бы особенно интересно исследовать нервномышечную корреляцию между этими движениями и открыванием дыхалец (рис. 33). Механизм этой корреляции должен быть совсем иным, чем у насекомых, у которых при дыхании происходит уплощение брюшка в дорзовентральном направлении. Наконец, у палочника *Carausius* наблюдаются «телескопические» движения (вдвигание сегментов друг в друга), комбинируемые с уплощением брюшка в дорзовентральном направлении (Дюбюиссон, 1922).

«Телескопические» движения встречаются только у перепончатокрылых и двукрылых насекомых. Вентиляция чаще всего осуществляется движениями одного брюшка, однако у палочника и водолюба в ней принимают участие и сегменты груди. В отличие от того, что наблюдается у позвоночных, у насекомых выдох представляет собой *активное движение* и начинается быстрее, чем вдох, который обусловливается большей или меньшей эластичностью стенок тела, за исключением *Acridiidae*, у которых вдох также производится сокращением специальных мышц (см. выше).

РОЛЬ ВОЗДУШНЫХ МЕШКОВ

Стволы трахей часто расширяются, образуя иногда огромные по объему воздушные мешки (саранча, пчелы и т. д.). Воздушные мешки сильно развиты у хорошо летающих насекомых и встречаются во всех участках тела, не исключая головы и конечностей. Иногда их удается наблюдать непосредственно через прозрачные покровы тела; в таких случаях можно заметить, что у насекомых некоторых видов они спадаются при выдохе (*Melolontha*—Демоль, 1927; *Eristalis*—Альтерберг, 1934). Однако отсутствие графической записи и автоматической регистрации начала и конца различных фаз дыха-

тельных движений делает эти наблюдения мало убедительными, так как фаза сжатия легко может остаться незамеченной (Мак-Кутчеон, 1939). Для истолкования физиологической роли воздушных мешков выдвигалось множество гипотез. Предполагали, что они облегчают вес наиболее массивных участков

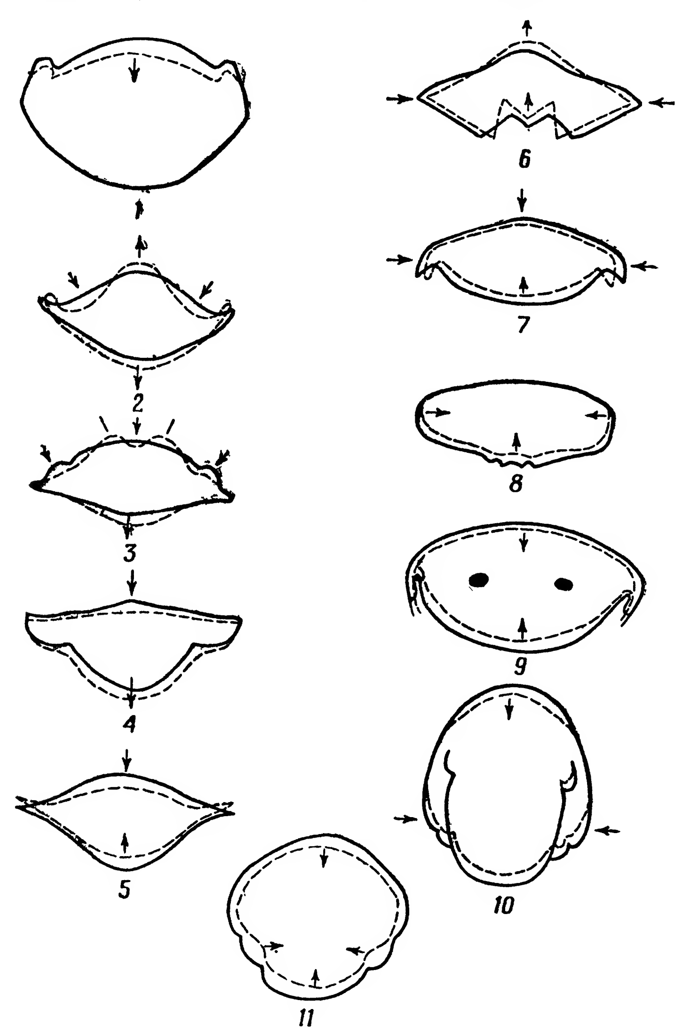


Рис. 33. Типы дыхательных движений у насекомых.

1—*Coleoptera* (*Hydrophilus*, *Dytiscus*, *Cicindela*, *Oryctes*); 2—*Coleoptera* (*Telephorus*); 3—*Coleoptera* (*Clytus*, *Coccinella*); 4—*Hemiptera*; 5—*Blattoidea*; 6—*Odonata*; 7, 8—*Diptera* и *Hymenoptera* (*Chrysis*); 9—*Hymenoptera*; 10—*Acridiidae*; 11—*Orthoptera*, *Neuroptera*, *Lepidoptera*. (7, 8, 9—кроме показанных дыхательных движений, происходят «телескопические» движения брюшка.)

тела (например, в голове и мандибулах самца жука *Lucanus cervus* находятся огромные воздушные мешки) и дают возможность внутренним органам сильно меняться в объеме, не изменяя при этом общей формы тела насекомого, например у мухи *Lucilia* при развитии яичников. Маловероятно, чтобы они служили резервуаром воздуха при взлете, так как у большинства исследованных насекомых (*Vespa*, *Schistocerca* и *Sphingidae*) в это время дыхательные движения особенно энергичны (Френкель, 1932). Правда, у *Cetonia* и *Melolontha* во время полета дыхательные движения прекращаются на короткое время, тогда

как дыхальца остаются открытыми; истинное значение этого явления еще не установлено, но возможно, что сокращений мышц крыла вполне достаточно для вентиляции стволов трахей.

Воздушные мешки благодаря своим тонким и легко растяжимым стенкам в основном играют роль резервуаров, в которых воздух при вдохе накапливается, а затем при выдохе, главным образом во время фазы сжатия, переходит в трахеолы. Давление, производимое на воздушные мешки жидкостью гемоцеля вследствие их огромной поверхности, довольно велико и дает им возможность с силой прогонять воздух в трахеолы (Мак-Кутчеон, 1939). Подобная функция воздушных мешков должна сильно способствовать проникновению кислорода в трахеолы.

ИНТЕНСИВНОСТЬ И ЭФФЕКТИВНОСТЬ ВЕНТИЛЯЦИИ ТРАХЕЙНОЙ СИСТЕМЫ

За отсутствием соответствующих экспериментальных данных крайне затруднительно сравнивать интенсивность трахейной вентиляции насекомых с легочной вентиляцией человека, тем более, что механизм дыхания у них совершенно различен: у насекомых воздух *входит* и *выходит* через *разные отверстия* и циркулирует по трахеям в определенных направлениях, по крайней мере у нескольких хорошо изученных с этой точки зрения видов насекомых; нам кажется, что эти данные можно обобщить. В большинстве случаев воздух вдыхается через грудные дыхальца и выдыхается через брюшные. Предполагают, что у плавунцов, поднимающих пигидий к поверхности воды, вдыхание воздуха происходит через концевые брюшные дыхальца (Броше, 1918). Однако это предположение основано лишь на чисто морфологическом признаке насекомого, тогда как у этого жука под надкрыльями сохраняется запас воздуха, и вполне вероятно, что в атмосфере последнего дыхальца могут функционировать таким же образом, как и у наземных насекомых.

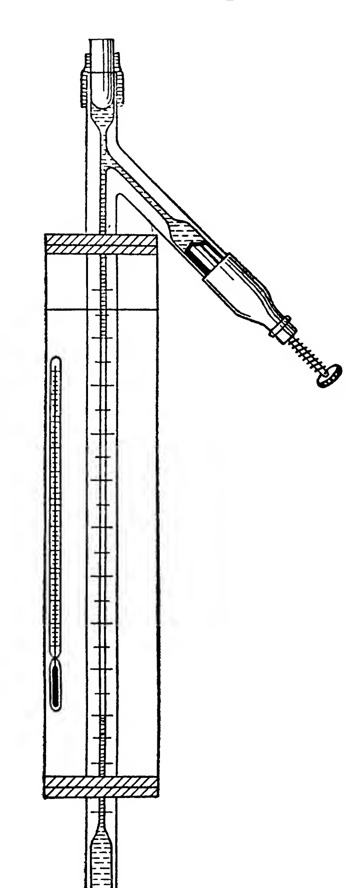


Рис. 34. Тонометр Крога. Объяснение дано в тексте.

Направление тока воздуха в трахеях не всегда постоянно; у кобылки *Chortophaga* оно может изменяться в противоположную сторону под влиянием углекислого газа или даже без видимых причин (Мак-Артур, 1929; Мак-Говрэн, 1931); у тропической формы крупного таракана *Nyctobora* направление тока воздуха меняется не под влиянием углекислого газа, а только при помещении грудных дыхалец, служащих для вдыхания воздуха, в атмосферу азота (Китчелл и Хоскинс, 1935).

Количество поступающего воздуха и *скорость* его тока довольно значительны. При помощи установки Френкеля (1932) было обнаружено, что у *Schistocerca* при 25° воздух из грудной камеры переходит в брюшную со скоростью 5—20 *мм*³/*сек* (Френкель, 1932), а у *Chortophaga* при 28° со скоростью 2,5—12,5 *мм*³/*сек* (Мак-Говрэн, 1931). Подобные величины были получены и у *Nyctobora*; давление воздуха в трахеях этого насекомого при раздражении его углекислым газом соответствует давлению 20 *см* вод. ст.

Эффективность трахейного дыхания различна в зависимости от того, принимается ли в расчет жизненная емкость трахейной системы (объем воздуха, входящего при усиленном вдохе, производимом после усиленного выдоха) или объем воздушного потока (объем воздуха, поглощаемого при обычном дыхании). Отношение жизненной емкости к общему объему трахей примерно такое же, как и в органах дыхания человека, или несколько меньше. У *Dytiscus* жизненная емкость составляет 2,3 общего объема тела, т. е. близка к соотношению, наблюдаемому у человека; у майского жука она составляет лишь 1,3 общего объема тела. Правда, у личинок *Dytiscus* объем трахей составляет лишь 6—10% общего объема тела, тогда как у взрослых особей майского жука он достигает 39%, а у человека—около 20% (Демоль, 1928).

Степень обновления воздуха в дыхательной системе можно измерить тонометром Крога (рис. 34).

Тонометр Крога. Аппарат состоит из градуированной капиллярной трубки диаметром 0,25 *мм* и длиной 10 *см*; емкость участка трубки в 2 *см* равна 1 *мм*^{3}. Сначала капилляр заполняют кипяченой водой, затем вводят в него пипеткой извлеченный из трахеи под слоем кипяченой воды пузырек воздуха объемом 3—6 *мм*^{3} и при постоянной температуре измеряют под лупой столбик последнего. Затем аппарат перевертывают и из его расширенной части удаляют почти всю воду, заменяя ее насыщенным раствором едкого кали так, чтобы над пузырьком воздуха оставался только тонкий слой воды. Держа аппарат расширенной частью вниз, при помощи бокового поршня заставляют пузырек воздуха 2—3 раза погрузиться в раствор едкого кали; затем те же самые операции производят с насыщенным раствором пирогаллата, каждый раз измеряя длину столбика воздуха. При помощи этого прибора Крог установил, что в трахеях задней ноги *Acridiidae* при дыхании воздух обновляется на 20%, т. е. вдвое больше, чем у человека, у которого обновляется лишь 11% воздуха, содержащегося в легких. Однако эти данные получены лишь на весьма ограниченном числе насекомых и не дают права судить об эффективности трахейного дыхания. Было бы крайне желательно провести более исчерпывающие исследования по измерению количества остаточного воздуха или при помощи тонометра Крога, или водородным методом, обычно применяемым при исследовании дыхания человека.

АПНЕИЧЕСКИЕ И ЭВПНЕИЧЕСКИЕ НАСЕКОМЫЕ

Палочник *Carausius* и таракан *Periplaneta* совсем не производят или же производят очень слабые дыхательные движения. Таких насекомых называют *апнеическими*. Дюбюиссон (1924, 1926) перечисляет много видов подобных насекомых (личинки *Oryctes nasicornis*, *Melolontha vulgaris*, *Nematus gallicola*, *Hypocrita jacobeae* и *Pieris brassicae*). Механизм трахейной вентиляции у этих насекомых истолковать гораздо труднее, чем у насекомых, производящих дыхательные движения, т. е. насекомых *эвпнеических*. У первых дыхательный центр должен быть мало возбудимым, так как он вызывает появление дыхательных движений лишь при высоком содержании углекислого газа и различных метаболитов. При этом возникают редкие дыхательные движения, сменяющиеся длительными паузами. Повидимому, нормальное состояние *Blatta* и *Carausius* соответствует состоянию асфиксии у эвпнеических насекомых. Экспериментальные данные подтверждают эту гипотезу. Действительно, соответствующая концентрация углекислого газа вызывает появление дыхательных движений у апнеических и ускорение их у эвпнеических насекомых. Минимальное содержание углекислого газа, требующееся для возникновения этих движений у таракана (Хазельхоф, 1927) и палочника, равно 10—15%, а у кузнечиков (Мак-Говрэн, 1932)—только 5%. Следовательно,

дыхательные центры таракана и палочника в 2—3 раза менее чувствительны к действию углекислого газа, чем дыхательный центр кузнечиков, так как они возбуждаются лишь в 2—3 раза более высокой концентрацией углекислого газа; они менее чувствительны и к повышению температуры, так как при 20° у *Schistocerca* наблюдаются совершенно отчетливые, а при 25°—чрезвычайно резкие дыхательные движения, тогда как у *Blatta* и *Carausius* последние появляются лишь при 35—40°. Наконец, дыхательные центры этих насекомых слабее реагируют и на присутствие метаболитов, образующихся в результате мышечной работы, тогда как у *Schistocerca* вентиляция усиливается даже после весьма непродолжительной мышечной работы. У *Blatta* для возникновения подобного явления при обычной температуре необходима весьма продолжительная мышечная работа, но после того, как дыхательные движения возникли, мышечная работа вызывает, так же как и у кузнечика, четкое увеличение их амплитуды. Можно думать, что дыхательный центр таракана труднее всего заставить начать функционировать, а затем он становится уже более чувствительным к изменениям, происходящим внутри организма.

Однако между апнеическими и эвпнеическими насекомыми существуют и другие различия, толкование которых более затруднительно. У *Blatta* при увеличении содержания углекислого газа до 15%, а затем до 20—30% число дыхательных движений доходит до 90—120, а затем и до 150—180 в 1 мин. (Хазельхоф, 1927), причем амплитуда их также возрастает (Френкель, 1932), тогда как у *Schistocerca* при содержании в атмосфере 30% углекислого газа происходит значительное уменьшение амплитуды и лишь слабое замедление ритма этих движений. При содержании в атмосфере 50% углекислого газа дыхательные движения мало-помалу прекращаются, но в случае восстановления нормальных условий амплитуда дыхательных движений также постепенно возвращается к норме (Шовен, 1941).

Недостаток кислорода вызывает учащение дыхательных движений у *Blatta*, как только содержание его понизится до 5% (Хазельхоф, 1927), а у *Carausius*—ниже 3—4% (Будденброк и Рор, 1922; Штан, 1928). У *Schistocerca* при концентрации кислорода меньше 6% еще не наступает никаких изменений в дыхании; однако в атмосфере чистого азота дыхание мгновенно прекращается. Инертные газы не вызывают подобной остановки дыхания, и, согласно старым работам, у насекомых некоторых видов дыхательные движения могут продолжаться в течение длительного времени в атмосфере водорода (Будденброк, 1922; Штан, 1928). Чистый кислород вызывает у взрослых особей саранчи чрезвычайно сильное, а у личинок—менее заметное замедление дыхательного ритма, сопровождающееся у последних значительным увеличением амплитуты (Шовен, 1941). У личинок стрекоз и *Oryctes* чистый кислород вызывает остановку дыхания (Плато). В газовой смеси кислорода и углекислого газа (15% CO_2) у *Blatta* лишь через 60 сек. наступает ускорение дыхания, причем число дыхательных движений не превышает 45 в 1 мин.; в смеси же воздуха с углекислым газом (15% CO_2) ускорение дыхания начинается через 18 сек. и число дыхательных движений достигает 120 в 1 мин. Однако у саранчевых смесь кислорода с углекислым газом (10% CO_2) вызывает чрезвычайно сильное ускорение дыхания (Крог, 1913).

Избыточное содержание в атмосфере кислорода не вызывает у палочника заметных изменений дыхательного ритма; частота последнего слегка усиливается, но крайне неравномерна и носит несколько патологический характер. Чистый кислород у майского жука сначала несколько ускоряет, а затем замедляет дыхательные движения (Демоль, 1927).

Хотя имеющиеся экспериментальные данные получены на крайне незначительном числе видов насекомых, все же представляется возможным сделать вывод, что дыхательный центр эвпнеических насекомых очень

чувствителен к присутствию углекислого газа и мало чувствителен к содержанию кислорода; под влиянием углекислого газа изменяется главным образом амплитуда дыхательных движений, а под действием кислорода изменяются и ритм и амплитуда. Однако механизм этого явления нам совершенно неизвестен.

Так как трахейная система апнеических насекомых вентилируется слабо, то они поглощают меньше кислорода, чем эвпнеические. Согласно расчетам Мюллера (1943), *Carausius* за 1 час поглощает около 260 *мм*^{3} кислорода на 1 *г* веса тела, *Periplaneta orientalis*—291 *мм*^{3} (Бючли) и *Schistocerca*—5 740 *мм*^{3} (Френкель, 1932).

У *Blatta* содержание воды в организме понижается с повышением температуры и резко падает при возникновении дыхательных движений (Гэнн, 1935; Рамсей). В организме эвпнеических насекомых влага должна удерживаться значительно лучше, у апнеических насекомых вентиляция трахейной системы может привести насекомое к гибели; последнее, несомненно, связано со слабой нервной регуляцией работы дыхалец, которые и в обычных условиях открываются и закрываются весьма неравномерно, без всякого согласования с дыхательными движениям (*Carausius*, *Blatta*).

НЕРВНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ

Давно уже известно, что изолированные брюшные сегменты стрекоз продолжают совершать дыхательные движения, а в удаленных ганглиях *Dytiscus* и *Aeschna* происходит изменение потенциала, совпадающее с ритмом дыхания. Последний имеет, очевидно, не чисто миогенное происхождение, так как, в противном случае, он не был бы согласован с работой дыхалец. Ритм дыхания не обусловливается также и химическими причинами, т. е. периодическими изменениями pH гемолимфы, происходящими вследствие потребления кислорода тканями, так как удаление всех внутренних органов, за исключением нервной цепочки и мышц, не изменяет ритма дыхания, несмотря на грубое нарушение гуморального равновесия, вызываемого этой операцией. Следовательно, дыхательный ритм насекомых, так же как и у позвоночных, имеет нейрогенное происхождение (Френкель, 1932). Однако у апнеических насекомых этот ритм может быть также как миогенного, так и химического происхождения (Френкель, 1932). Дыхательные центры часто разделяют на грудные, или первичные, и брюшные, или вторичные. Эта терминология мало удачна, так как она вызывает представление о наличии иерархического соподчинения, что совершенно не соответствует действительности. У *Schistocerca* брюшные центры в такой же мере могут управлять ритмом дыхания, как и грудные; обычно это происходит у насекомого в состоянии покоя. При этом брюшные центры сообщают дыхательным движениям характерный ритм, более замедленный, чем при регуляции грудных центров, управляющих дыханием насекомого в состоянии возбуждения. Поэтому становится понятным, что в изолированных брюшных сегментах частота дыхательных движений либо остается неизменной, либо замедляется в зависимости от первоначального состояния насекомого. Однако различия между этими двумя центрами лишь количественного, а не качественного порядка. Они заключаются в различной чувствительности центров к механическим или химическим раздражениям (Френкель, 1932). Например, у *Aeschna* брюшные центры почти не восприимчивы к изменению парциального давления кислорода в среде (Штан, 1928; Уолленгрен, 1912); у *Carausius* они значительно менее чувствительны, чем грудные, но при недостатке в среде кислорода могут вызвать появление дыхательных движений.

Грудные центры гораздо быстрее реагируют на уменьшение содержания кислорода в среде, и, повидимому, они связаны с чувствительными к

содержанию газов рецепторами, расположенными у *Carausius* около дыхалец переднегруди (Штан, 1928).

Из грудных ганглиев наиболее чувствительны к изменению газового состава среды ганглии переднегруди, а из брюшных—5-й и 8-й ганглии (по крайней мере, у *Schistocerca*). Удаление мозга вызывает у насекомых лишь обратимые и нестойкие изменения дыхания; замедление последнего, иногда наступающее при обезглавливании насекомого, обусловливается либо операционным шоком, либо отсутствием стимула со стороны мозга, возбуждающего общую активность организма (Френкель, 1932).

Механические и световые раздражения, мышечная работа и полет ускоряют дыхательный ритм. При полете это ускорение обусловливается как нервным возбуждением, исходящим из моторных центров, так и изменениями химизма, сопровождающими повышение обмена веществ (Френкель, 1932; Штан, 1928).

ВЫДЕЛЕНИЕ УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА

Значительная часть углекислого газа должна выделяться непосредственно через покровы тела. Действительно, в трахеях задней ноги саранчи, утомленной большим числом произведенных ею прыжков, количество кислорода от 15% может упасть ниже 5%, тогда как содержание углекислого газа никогда не поднимается выше 5%; следовательно, углекислый газ должен выводиться из организма не только через трахеи (Крог). Экспериментально доказано, что 25% всего количества углекислого газа у *Carausius* и несколько меньше у личинок *Dytiscus* и *Eristalis* (Будденброк и Рор, 1922) выделяется непосредственно через покровы тела; причем значительная его часть проходит через межсегментные мембраны (Торпе, 1928). Обычно наибольшее количество углекислого газа выделяется в задней части тела насекомых; у *Carausius* из брюшка выделяется до 80% всего углекислого газа. У насекомых других видов подобное выделение углекислого газа объясняется анатомическим строением—особым обилием трахей в заднем участке тела (гусеницы *Harpyia*—Вреде и Крамер, 1926)—или тем, что задние дыхальца не закрываются (блохи—Уигглсуорз).

ДЫХАНИЕ ВОДЯНЫХ НАСЕКОМЫХ

Водяные насекомые могут поглощать необходимый им кислород тремя способами: а) при помощи различных придатков и сифонов (личинки *Eristalis*) непосредственно из атмосферы или из воздухоносных полостей различных водяных растений (личинки жуков и комаров); б) захватывая на определенных участках покровов тела запас воздуха, который дает им возможность в течение некоторого времени передвигаться под водой, не всплывая на поверхность; в) наконец, используя кислород воды при помощи различных органов (жабры), облегчающих соприкосновение этого газа с внутренней средой насекомого.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КИСЛОРОДА ВОДЯНЫХ РАСТЕНИЙ

На волосках, покрывающих водяные растения, часто скапливаются пузырьки воздуха, вокруг которых, особенно в зимнее время, собирается масса насекомых; другие виды насекомых жуют ткани растений, пронизанные воздухоносными ходами (*Elmis*—Броше, 1912; личинки поздних стадий развития *Hydrocampa*—Эдже, 1926). Наконец, некоторые, как, например, личинки жука *Donacia*, вонзают спинной сифон в воздухоносные полости растения, заполненные газом, содержащим 10—45% кислорода. Является ли такое

поведение насекомых действительно приспособлением для облегчения дыхания? Действительно ли просвет сифона сообщается с трахейной системой? Несмотря на чрезвычайную трудность гистологического исследования, на этот вопрос, повидимому, следует ответить утвердительно (Верлей, 1939).

Следует остерегаться заключений (к сожалению, частых) о вероятности наличия морфологических образований лишь на основании их физиологической необходимости. В самом деле, ведь личинки, и не прикрепляясь к растениям, могут использовать кислород, растворенный в воде, даже в том случае, когда концентрация его не превышает 0,03 *см³/л*. При меньшем содержании кислорода они впадают в каталептическое состояние, которое может продолжаться в течение 168 час., не приводя насекомое к гибели. Личинки *Donacia* с удаленным или залепленным парафином спинным сифоном ведут себя совершенно нормально и потребляют такое же количество кислорода, как и контрольные; возможно, что спинной сифон служит лишь для фиксации насекомого и ему необоснованно приписывают роль органа дыхания (Гоффман, 1940). У личинок двукрылых *Mansonia*, *Hydrellia*, *Notiophila*, *Chrysogaster* и жуков *Rhinorhaptrus* наблюдаются подобные образования и сходное поведение, но за отсутствием удовлетворительных экспериментальных данных было бы крайне рискованно настаивать на признании дыхательной функции этих органов (Верлей, 1937).

ГИДРОФОБНЫЕ ОБ АЗОВАНИЯ.

Большинство водяных насекомых не способно использовать растворенный в воде кислород, и поэтому они принуждены периодически вступать в соприкосновение с атмосферным воздухом. Имеются разнообразные анатомические образования, которые способствуют контакту с воздухом дыхальцев водолюбов, дыхательных сифонов личинок *Eristalis*, комаров и других насекомых. Дистальный конец подобных придатков покрыт волосками или другими гидрофобными образованиями, помогающими личинкам легко прорывать поверхностную пленку воды; их несмачиваемость обусловливается маслянистым секретом, выделяемым мелкими железами, расположенными у дыхалец. Более сложные образования наблюдаются вокруг стигм у *Notonecta* или вдоль антенн жука водолюба; они состоят из венчика волосков, гидрофильных с наружной стороны и гидрофобных изнутри. При всплывании насекомых волоски под действием поверхностного натяжения воды раздвигаются и внутрь их попадает пузырек воздуха. Когда насекомое опускается под воду, венчик волосков смыкается, закрывая захваченный воздушный пузырек. Гидрофобные придатки препятствуют попаданию воды в дыхальца; если же добавлением желчи понизить поверхностное натяжение воды, то последняя проникает в дыхальца. Масло легко проникает в дыхальца, и поэтому насекомые, как это было отмечено еще Аристотелем, не переносят смазывания тела жиром (Уигглсуорз).

Запасы воздуха. Многие водяные насекомые захватывают с собой под воду пузырек воздуха и не поднимаются на поверхность до тех пор, пока не используют весь содержащийся в нем кислород. Несмачиваемые волоски личинок *Hydrocampa* (Портье, 1911) и брюшная поверхность *Dytiscus* и *Notonecta* удерживают воздух подобно погруженному в воду бархату. У жуков *Harmonia* и *Elmis* кончики этих волосков смачиваются и, сгибаясь под водой, удерживают слой воздуха (Броше, 1912). *Dytiscus* накапливает таким образом под надкрыльями или на конце брюшка большое количество воздуха. Эти пузырьки воздуха, несомненно, имеют и гидростатическое значение. Если к телу *Notonecta* прикрепить грузик, то уменьшение пловучести насекомое

компенсирует добавочным количеством запасного воздуха, которое тем больше, чем тяжелее груз (Бот, 1934)[1].

По мнению некоторых авторов, эти воздушные запасы (*Dytiscus*—Броше, 1912; Весенберг-Лунд, 1912; *Notonecta*, *Corixa*, *Nepa* и *Hydrophilus*—Броше, 1912) состоят исключительно из выдыхаемого и, следовательно, не пригодного для дыхания воздуха. Однако с этими авторами трудно согласиться; воздушные пузырьки, несомненно, представляют собой запасы кислорода, так как у погруженного в воду *Dytiscus* дыхательные движения не прекращаются (Бабак и Фустка, 1909) и количество кислорода в содержащемся под надкрыльями воздушном запасе падает от 19,5% (в момент погружения) до 1% (через 3—4 мин. после погружения) (Едже, 1915; Крейгер, 1914). Если путем удаления задних крыльев увеличить пространство под надкрыльями, то жук способен находиться под водой более длительное время (Хебердей, 1938; Уигглсуорз).

В основном роль пузырьков воздуха, повидимому, заключается в выделении путем диффузии растворенного в воде кислорода. Это предположение высказывалось многими авторами, но Едже (1915) первый доказал теоретическую возможность такого явления. В самом деле, если из пузырька воздуха кислород постепенно поглощается и замещается углекислым газом, то парциальное давление кислорода в окружающей воде становится выше парциального давления этого газа в пузырьке воздуха, тогда как давление азота почти не изменяется; вследствие этого кислород в пузырьке непрерывно обновляется, переходя из воды путем диффузии. Как только содержание кислорода в пузырьке воздуха падает ниже 16%, начинается его диффузия из воды. Однако содержащийся в пузырьке азот в конце концов также растворяется в воде; поэтому насекомое должно время от времени подниматься на поверхность водоема, для того чтобы возобновить запас не кислорода, а (как бы это ни казалось странным) азота. Так, гладыш (*Notonecta*) может находиться под водой, насыщенной воздухом, в течение 7 час., насыщенной кислородом—в течение 35 мин. и насыщенной азотом—в течение 5 мин. Во втором случае гладыш выдерживает погружение в течение столь непродолжительного времени потому, что в отсутствие азота пузырек воздуха не сохраняется и насекомое теряет способность поглощать кислород из воды. В летнее время (период максимальной активности насекомого) описанный выше процесс диффузии кислорода не может обеспечить насекомое достаточным запасом кислорода; однако этот процесс чрезвычайно полезен, и, согласно произведенным расчетам, насекомое в результате его поглощает такое количество кислорода, которое содержалось бы в пузырьке воздуха в 13 раз большего объема. Водяной клоп *Corixa* в состоянии покоя даже летом получает путем диффузии такое количество кислорода, что ему не приходится всплывать на поверхность воды, а в зимнее время даже крупные жуки *Dytiscus* полностью обеспечиваются потребным количеством кислорода. У жуков *Harmonia* и *Elmis* запасы воздуха удерживаются на поверхности тела несмачиваемыми волосками, и насекомые не нуждаются в атмосферном воздухе. В хорошо аэрированной воде *Elmis* может оставаться погруженным в течение нескольких месяцев (Уигглсуорз). У клопа *Aphelocheirus* пузырьки воздуха удерживаются чрезвычайно тонкими гидрофобными волосками, густо покрывающими стерниты (2 000 000 волосков на 1 *мм*^{2} поверхности). Объем этого воздушного запаса постоянен, в отличие от слоя воздуха на груди *Aphelocheirus* («манишка») или воздушных пузырьков различной величины у клопа *Notonecta*. Строение, размеры и расположение этих волосков, как показали вычисления (Торпе и Крисп, 1948), вполне соответствуют теорети-

[1] Конечно, до известного предела.—*Прим. ред.*

ческим условиям, требующим наличия, во-первых, гидрофобности и, во-вторых, достаточной механической прочности (волоски сгибаются лишь под давлением 4—5 *атм*).

ЖАБРЫ

Название жабер довольно произвольно присвоено трем типам органов.

Кровяные жабры. Кровяные жабры представляют собой тонкие выросты, заполненные гемолимфой и снабженные крайне малым числом трахей; они встречаются как у личинок *Chironomidae* и *Simuliidae*, так и у личинок *Eristalis*, *Syrphidae* и *Culicidae*, дышащих также и атмосферным воздухом. Однако если личинку насекомого одного из этих видов погрузить в культуру биченосцев *Bodo* или *Polytoma*, обычно скапливающихся в участке среды с наибольшим содержанием кислорода, то число этих простейших около жабер насекомого окажется таким же, как и в других участках среды (Фокс, 1920; Уигглсуорз, 1933; Торпе, 1933). Следовательно, кислород поглощается жабрами отнюдь не активнее, чем остальной поверхностью тела. Представляется также маловероятным, чтобы жабры играли какую-либо роль у насекомого, находящегося в состоянии асфиксии, как это считают некоторые авторы (Гарниш; Альтерберг, 1934).

Кутикулярные жабры. Кутикулярными жабрами называются полые внутри нити, просвет которых не сообщается с каналом трахей; их кутикула утолщена и содержит в себе полости с наружной стенкой толщиной иногда менее 1 μ. Эти полости могут сообщаться с трахеями (личинки *Teichomyza*—Фоглер, 1900; куколки *Simuliidae*—Тэйлор, 1902; *Deuterophlebia*, *Blepharoceridae* и *Aphelocheirus*—Пуликовская, 1927; Сзабо-Патей, 1924). У *Simuliidae* кутикулярные жабры, несомненно, весьма активно поглощают кислород, так как *Bodo* очень быстро покидают участки среды возле этих образований (Фокс).

Может быть, уместно упомянуть здесь о трахейных пузырьках у личинок *Mochlonyx* и *Corethra*, имеющих главным образом гидростатическое значение (Дамант, 1924). Объем их может изменяться вследствие растягивания стенок, которые содержат крупные пигментные клетки неизвестного назначения (Франкенберг, 1915; Кох, 1918; Христенсен, 1928); эти клетки могут пассивно сокращаться. Растяжение же их, напротив, происходит под действием особого вещества, секретируемого мозгом и, быть может, corpora cardiaca. Это вещество обнаруживается в мозге и в corpora cardiaca насекомых различных видов и в синусной железе ракообразных. Названные клетки не реагируют на действие адреналина, интермедина и ацетилхолина (Дюпон-Рааб, 1949). Между содержащимся внутри пузырьков газом и атмосферным воздухом путем диффузии устанавливается газовое равновесие (Кох, 1911).

Трахейные жабры. Гораздо лучше изучены и имеют большее значение трахейные жабры, часто встречающиеся у тех же насекомых, которые обладают кровяными жабрами. Подобная густая сеть трахей наблюдается под кутикулой насекомых различных видов (*Lepidoptera* и *Hemiptera*—Хагеман, 1910; *Trichoptera*—Люббен, 1907; *Plecoptera*—Шёнемунд, 1925). Иногда кутикула образует выпячивания, богато снабженные трахеями (Вейссьер, 1882; Люббен, 1907; Лаутерборн, 1903; Летаж, 1920; Рич, 1918; Тийар, 1927).

Значение трахейных жабер; трахейные жабры и кожное дыхание. Удаление трахейных жабер вызывает нарушение обмена, по крайней мере, у насекомых некоторых видов и в определенное время года. Если у личинок *Macronema* можно совершенно безнаказанно удалить все 60 жабер, не вызывая при этом уменьшения поглощения кислорода (Морган и О'Нейлл, 1931),

то у личинок *Ephemera* эта операция безвредна только зимой; следовательно, кожное дыхание обеспечивает кислородом лишь личинок, находящихся в состоянии покоя и обитающих в воде, богатой кислородом; жабры становятся необходимыми в летнее время и в воде, бедной кислородом (Морган и Грирсон, 1932). Личинки стрекозы *Agrion* могут обходиться без хвостовых пластинок, хотя нормально при помощи последних поглощается 32—45% потребляемого кислорода (Кох, 1934). У личинок поденки *Cloëon* поглощение кислорода не уменьшается до тех пор, пока его содержание в окружающей среде не ниже 1,5 *см³/л*, тогда как у нимф, лишенных жабер, уменьшение поглощения кислорода начинается при концентрации этого газа в окружающей среде 3 *см³/л* (Вингфилд, 1937—1939). В слабо аэрированной среде жабры движутся весьма энергично (Бабак и Фустка, 1907), и при сравнении насекомых разных видов можно заметить, что площадь поверхности жабер всегда обратно пропорциональна содержанию кислорода в среде их обитания (Доддс и Хисау, 1924; Уигглсуорз).

Однако удаление жабер оказывается лишь *косвенной причиной* возникающих в организме нарушений. Правда, в спокойной воде с низким содержанием кислорода нормальные личинки *Baetis*, *Cloëon* и *Ephemera* поглощают большее количество этого газа, чем личинки, лишенные жабер; однако при волнении воды в водоеме различие в количестве поглощаемого кислорода у оперированных и нормальных личинок исчезает. Следовательно, для процесса дыхания большее значение имеет *не площадь* поверхности, а *движение* жабер, основной ролью которых, очевидно, является «вентиляция» поверхности тела для улучшения кожного дыхания (Вингфилд, 1939).

Биотоп также оказывает влияние на реакцию насекомого; живущие в проточных водах личинки *Baetis* быстро погибают в довольно слабо аэрированных водах, хорошо переносимых *Cloëon*. Это объясняется тем, что у первых отсутствует способность к регуляции движений жабер, для них совершенно бесполезная, так как они обитают в воде, всегда насыщенной кислородом; напротив, у личинок *Cloëon* ритм движений жабер регулируется в зависимости от содержания кислорода в среде (Фокс, Вингфилд и Симмондс, 1936).

У личинок поденок кожное дыхание играет более значительную роль, чем дыхание трахейными жабрами. Однако этот факт не следует обобщать. Например, личинки *Anisoptera* поглощают растворенный в воде кислород при помощи сложно устроенных и богато снабженных трахеями *ректальных пластинок*. Парциальное давление этого газа в организме личинки всегда ниже его давления в окружающей среде (в организме 5—6% при парциальном давлении в среде 10%; в организме 20—30% при парциальном давлении в среде 35%). У личинок *Anisoptera*, помещенных в воду, смешанную со спиртом, в которой кислород менее растворим, чем в чистой воде, из тела выделяются пузырьки кислорода, так как парциальное давление его в организме насекомого в данном случае больше давления его в окружающей среде. При каждом дыхательном движении брюшка воздух, содержащийся в прямой кишке, обновляется на 83% и объем вентилируемого таким образом воздуха в 1 мин. примерно равен 1 *см³* (Уолленгрен, 1916).

Однако даже у *Anisoptera* значение кожного дыхания не так уж ничтожно. У личинок *Enallagma* поздних стадий развития прямая кишка, повидимому, играет меньшую роль, чем у личинок ранних стадий, так как дыхательные движения ее становятся очень редкими. На поздних стадиях развития функция прямой кишки почти полностью замещается кожным дыханием; личинки с удаленными ректальными пластинками поглощают кислород при концентрации его в среде 14,5% и выше; нормальные же личинки поглощают кислород при концентрации его в среде ниже 2,4%, что указывает на полезное значение этих хвостовых жабер (Пеннек и Мак-Колл, 1944).

Наконец, чрезвычайно важную роль должно играть кожное дыхание; некоторые авторы прибегают к нему всякий раз, когда оказывается трудным объяснить процесс поглощения кислорода насекомым, и особенно в тех случаях, когда дыхальца не функционируют (личинки *Chironomidae* ранних стадий развития—Паузе, 1918; *Simuliidae*—Вагнер, 1926; *Acentropus*—Нигман, 1908; *Eristalis*—Вейзе, 1938). У насекомых некоторых видов кожное дыхание является нормальным способом дыхания, у других же оно развивается лишь в случае экспериментального выключения дыхалец, обычно служащих для дыхания (личинки комаров—Уигглсуорз, 1933; *Pedicia*—Торпе, 1933).

Выделение углекислого газа у водяных насекомых, как правило, совершается всей поверхностью тела, а у *Eristalis* на первых стадиях развития оно происходит при помощи кровяных жабер, а позже—мальпигиевых сосудов, в которых углекислота накапливается в виде $CaCO_3$ (Вейзе, 1938).

ДЫХАНИЕ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ НАСЕКОМЫХ

Большинство имеющихся данных о дыхании насекомых-паразитов основывается не на экспериментальном материале, а главным образом на истолковании чисто морфологических признаков. Строение специальных образований, служащих для дыхания, у них такое же, как и у водяных насекомых, но явно преобладает кожное дыхание (Сейра, 1898; Торпе, 1930). У паразитических насекомых имеются кровяные жабры, назначение которых мало понятно (Грандори, 1911; Вейссенберг, 1908; Торпе, 1932), а также трахейные жабры, поглощающие, повидимому, несколько больше кислорода, чем вся остальная поверхность тела (*Cryptochaetum*—Торпе, 1932). Некоторые виды паразитических насекомых поглощают кислород непосредственно из атмосферного воздуха (*Blastothrix* и *Encyrtus*—Торпе, 1936); другие прорывают стенку трахей хозяина или закрепляются в складках последних (Пантель, 1910; Бартт, 1936).

РЕГУЛЯЦИЯ ВЕНТИЛЯЦИИ У ВОДЯНЫХ НАСЕКОМЫХ

У водяных насекомых вентиляция осуществляется тремя способами: ритмическим движением придатков (жабры), всплыванием на поверхность воды (у насекомых, захватывающих запас воздуха) и движениями конечностей, вследствие которых захваченные воздушные пузырьки омываются водой. Все эти движения совершаются под влиянием различных стимулов.

Движения жабер. Движения жабер, очевидно, вызываются понижением содержания кислорода в воде (Бабак и Фустка, 1907); однако у личинок стрекозы *Aeschna* даже незначительное повышение концентрации углекислого газа, изменяющее pH среды лишь на несколько десятых, может также привести к вентиляции жаберных камер.

Всплывание на поверхность. Всплывание на поверхность воды определяется различными причинами у насекомых разных видов.

1. Понижением концентрации кислорода в воде, как, например, у водяного клопа *Naucoris*, который в среде, насыщенной кислородом, может находиться все время в погруженном состоянии, не всплывая на поверхность, несмотря на поглощение всего запаса воздуха и проникновение воды в трахеи (Вреде и Крамер, 1926). Подобным же образом ведут себя личинки комара (Кох, 1920) и плавунца (Крог, 1920; Хебердей, 1938).

2. Уменьшением объема воздушного пузырька, которое определяется чувствительными волосками (*Corixa*—Ботжес, 1932; *Notonecta*—Ботт, 1934);

поэтому увеличение давления на поверхность воды вызывает немедленное всплывание насекомого.

Движения конечностей. У водяного клопа *Corixa* движения конечностей, «вентилирующие» запасы воздуха, возникают при введении в воду небольшого количества углекислого газа; следовательно, у данного насекомого движения конечностей и всплывание на поверхность воды являются совершенно независимыми процессами.

Нервная регуляция подробно изучена у личинок стрекозы *Aeschna* (Бабак, 1912; Матула, 1911). Диппоэ, наступающее у личинок при недостатке кислорода, или апноэ, возникающее при помещении их в воду, насыщенную этим газом, повидимому, обусловливаются импульсами со стороны мозга, так как эти явления не наблюдаются у личинок, лишенных мозга. Обезглавливание ускоряет ритм и амплитуду дыхательных движений. Удаление первого грудного ганглия или же только лапки первой пары ног, повидимому снабженной чувствительными образованиями, связанными с дыхательными центрами, значительно снижает частоту дыхательных движений, тогда как извлечение остальных грудных ганглиев не оказывает никакого действия. Удаление последнего брюшного ганглия вызывает полную остановку дыхательных движений.

ДЫХАТЕЛЬНЫЙ ОБМЕН

ДЫХАТЕЛЬНЫЕ ФЕРМЕНТЫ И ПЕРЕНОСЧИКИ

Кислород усваивается тканями организма лишь тогда, когда этот газ находится в активном состоянии и подводится переносчиками, легко отдающими его окисляющимся веществам. Но часть водорода последних также нуждается в активации дегидразой, после чего становится способной связываться с кислородом переносчика.

Мы уже упоминали о дегидразах насекомых и о роли, которую эти ферменты играют в их организме в период между двумя линьками. Их действие часто проявляется только в присутствии *кофермента* (фосфорная кислота, пентоза, аденин). Что касается переносчиков, то до настоящего времени у насекомых были обнаружены лишь цитохром (переносчик кислорода) и глутатион (переносчик и акцептор водорода).

Цитохром. Цитохром—красный пигмент, по своей природе близок к гемоглобину, содержит железо и, повидимому, играет большую роль в клеточном дыхании. Его содержание в мышцах пропорционально их активности; например, в грудных мышцах бескрылых насекомых количество этого пигмента ничтожно, а в грудных мышцах пчел и в мышцах ног бегающих насекомых оно велико. В мышцах *Galleria* цитохром находится в окисленном состоянии у особей, находящихся в покое, и частично восстанавливается, когда насекомое переходит в активное состояние (Кейлин, 1933). Для окисления цитохрома необходимо катализирующее действие оксидазы. *Цитохромоксидаза* (красный пигмент) инактивируется цианистыми соединениями и окисью углерода, а *дегидразы*—уретаном, действие которого у насекомых не исследовано.

Глутатион. Свойства глутатиона определяются присутствием в его молекуле групп SH; он часто обнаруживается в тканях насекомых (Финк, 1927), но, повидимому, его роль в обмене веществ не очень велика.

Витамин B_2. Витамин B_2, или флавин, содержится в тканях насекомых в большом количестве и, повидимому, также служит для переноса водорода, так как он является составной частью желтого фермента.

Возможно, что в дыхательном обмене принимают участие и такие обратимо окисляющиеся ферменты, как акридиоксантин и омматин, часто встречающиеся в стенках трахей насекомых. Обратимо окисляющиеся красители, например метиленовая синька, при введении в организм действуют как добавочные переносчики и вызывают повышение обмена, причем два разных пигмента могут обладать сходным действием.

Каталаза. Присоединение кислорода к водороду, происходящее под влиянием дыхательных ферментов, приводит к образованию перекиси водорода, избыточному накоплению которой препятствует каталаза, разлагающая ее на воду и кислород. Каталаза обнаружена у очень многих видов насекомых; содержание ее увеличивается в период активности и питания насекомого и уменьшается при голодании (Бодин, 1924; Шульц, 1927). Однако, как мы увидим ниже, содержание каталазы почти не зависит от активности обмена веществ во время диапаузы в яйце или даже в период окукливания.

РАЗЛИЧИЯ В ДЫХАТЕЛЬНОМ ОБМЕНЕ НАСЕКОМЫХ И ПОЗВОНОЧНЫХ

Несмотря на то, что данные, которыми мы располагаем в настоящее время, не являются исчерпывающими, на основании их все же можно заключить о наличии значительного различия в дыхательном обмене некоторых насекомых и позвоночных животных. Окислительно-восстановительная система, в которую входит желтый пигмент, по мнению некоторых авторов, обусловливает катаболизм сахаров и жирных кислот и должна играть одинаковую роль у всех видов животных, так как количество потребляемого кислорода в 1 час на 1 *г* сухого вещества после действия цианистых соединений (к которым эта система нечувствительна) примерно одного и того же порядка как у крысы, так и у мучного хрущака (Флоркен, 1944). Однако у бабочек *Zigaenidae*, удивительная устойчивость которых к действию цианистых соединений давно известна, окислительно-восстановительная система, вероятно, играет бóльшую роль, чем у позвоночных. Наоборот, значение цитохромоксидазы и каталазы, действие которых тормозится синильной кислотой, должно быть значительно меньшим. Однако главным различием между позвоночными и насекомыми является слабая токсичность окиси углерода для последних. Гусеницы *Galleria* переносят присутствие в атмосфере 86% окиси углерода (Рона, Парфентьев и Липман, 1930), причем освещение увеличиваст их устойчивость (Флейшман, Ленц и Поллачек, 1937). Эти факты позволяют предполагать, что у названных насекомых цитохромоксидаза вряд ли имеет большое значение. Следует отметить, что у *Drosophila* окись углерода сильно тормозит поглощение кислорода, причем это торможение несколько уменьшается под действием света (Вольский, 1938).

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА ДЫХАТЕЛЬНЫЙ ОБМЕН

Биотоп. Личинки поденок, наркотизированные уретаном, при 10° потребляют в 1 час на 1 *г* сухого веса следующие количества кислорода (*мм*³):

Ephemera vulgata	278
Coenis	290
Ephemera danica	370
Ecdyonurus venosus	604
Ephemerella ignita	950

Два первых вида обитают в стоячих, а остальные в проточных водах. Следует отметить, что нельзя сравнивать обмен насекомых различных видов без предварительного изучения их основного обмена. Даже в том случае, когда опыты проводятся при постоянной и низкой температуре, нет никакой уверенности в том, что она полностью соответствует условиям, требующимся для основного обмена. Необходимо производить ряд измерений при различной температуре и для насекомого каждого вида принимать лишь минимальное значение кривых обмена.

Температура. По данным Пфлюгера, известно, что при повышении температуры у гомойотермных животных обмен понижается, а у пойкилотермных—повышается. У насекомых такое повышение обмена можно объяснить усилением общей активности. Однако так как подобное повышение обмена частично проявляется и у животных в состоянии покоя или под наркозом, то следует предположить, что оно также связано и с усилением активности процессов в организме.

Усиление обмена под влиянием повышения температуры происходит, однако, не у всех насекомых. У куколок насекомых различных видов можно различать три типа реакций: 1) тип *Tenebrio*—*общее* выделение углекислого газа в течение окукливания остается неизменным в температурных пределах 20,9—32,7°, несмотря на то, что почасовое выделение углекислого газа явно усиливается; 2) тип *Galleria*—активность обмена минимальна при 30° и резко меняется при повышении и понижении температуры, тогда как дыхательный коэффициент остается неизменным (Кречителли, 1935); 3) тип *Agrotis*—при сильном повышении температуры значительно увеличивается потребление кислорода и резко нарушается обмен веществ (*Agrotis*, *Loxostege*, *Ephestia* и многие другие чешуекрылые—Кожанчиков и Маслова, 1935). При дальнейших исследованиях, конечно, выявятся и другие типы реакций.

У пчел эти закономерности значительно сложнее вследствие того, что температура отдельных особей регулируется всем населением улья: при понижении температуры пчелы начинают поглощать сахар и усиленно махать крыльями, что приводит к повышению их обмена; выделяющееся при этом тепло поддерживает температуру улья на определенном уровне. Максимальная активность обмена наблюдается при 10° (Козьмин, 1932).

Обмен насекомых приспосабливается к изменению температуры. У личинок стрекозы *Aeschna* потребление кислорода увеличивается при повышении и уменьшается при понижении температуры. Но после 1—2 дней пребывания при высокой или низкой температуре обмен этих насекомых понемногу стабилизируется на каком-то промежуточном уровне, одинаковом для обоих случаев (Сэйль, 1928). Неизвестно, происходит ли у них усиление дыхания при простом термическом раздражении поверхностных покровов (как у собак), т. е., иначе говоря, путем стимуляции со стороны нервной системы (при действии наркотиков реакция исчезает), и даже прежде, чем поднимается температура тела. Однако при подобном *приспособлении* насекомых к высокой или низкой температуре обычно сильно изменяются их обмен, измеряемый при средней температуре, и характер реакций на колебания температуры. Явление приспособления проявляется чрезвычайно различно и после содержания насекомых при высокой или низкой температуре может в равной степени выражаться как в усилении (*Formica rufa*, *Stomoxys calcitrans* и *Birrhus pilula*), так и в понижении обмена (*Ephestia kühniella* и *Forficula auricularia*—Эгрелл, 1947).

Влажность. У *Blatta* повышение влажности вызывает увеличение потребления кислорода на 1 *г* веса, но не влияет на основной обмен (Гэнн, 1942).

Время суток. У личинок и куколок хрущака *Tenebrio* наблюдается суточный ритм активности обмена; максимальное потребление кислорода происходит в 2 часа, минимальное—в 15 час. (Михаль, 1931).

Токи высокой частоты. У личинок хрущака *Tenebrio*, подвергаемых действию токов высокой частоты (200 000 *в*, 1 000 000 периодов в 1 сек.) дыхание ускоряется более чем в 2 раза. Если же повторять это воздействие в течение всего дня, то личинки приспособляются до такой степени, что после воздействия ритм дыхания почти тотчас же возвращается к норме. В некоторых случаях, повидимому, наблюдалось укорочение времени развития. Слабые токи не оказывают никакого действия на ритм дыхания (Косиан, 1936).

Пищевой режим. У *Blatta* при голодании обмен сначала понижается, а затем падение его стабилизируется (Пилевичовна, 1925). Повидимому, у насекомых, так же как и у млекопитающих, белки обладают «специфическим динамическим действием»; они повышают обмен гораздо сильнее, чем жиры и углеводы. У *Blatta*, содержащихся на белковом рационе, обмен на 40% активнее, чем у особей, питающихся сахаром (Гуревич, 1928).

Парциальное давление кислорода. Потребление кислорода не зависит (в довольно широких пределах) от *парциального давления этого газа* в окружающей среде. У личинок мучного хрущака потребление кислорода начинает понижаться лишь при парциальном давлении его в 10% (Тунберг, 1905); у куколок этого насекомого оно остается постоянным при уменьшении парциального давления кислорода от 50 до 5% (Гаардер, 1918), а у термитов— до 2%. Правда, термиты живут очень скученно и должны хорошо переносить недостаток кислорода (Кук и Скотт, 1932). Наоборот, высокое парциальное давление кислорода часто вредно отражается на насекомых (так же как и на высших позвоночных). Саранчевые быстро погибают в атмосфере чистого кислорода, к которому они обладают гораздо меньшей устойчивостью, чем, например, голуби (Шовен, 1941). Гусеницы ранней стадии развития и бабочки *Lymantria*, повидимому, не страдают в атмосфере чистого кислорода, тогда как для гусениц поздней стадии он токсичен и удлиняет фазу окукливания; только что вылупившиеся бабочки в атмосфере чистого кислорода не в состоянии развернуть крылья (Прюффер, 1919).

Вещества фармакодинамического действия. У высших животных при инъекции метиленовой синьки или α-динитронафтола наступает полипноэ (учащение дыхания центрального происхождения); под действием этих веществ у позвоночных поднимается температура тела и как следствие в результате возбуждения дыхательных центров ускоряется дыхание. На насекомых влияние подобных веществ не исследовалось. Было лишь установлено, что при скармливании пчелам иодированного тиреоглобулина и эухинина у них нарушается ощущение времени. Это явление связывали с изменением их обмена (см. гл. VII и VIII).

Наркотики и яды. У *Melanoplus* (Бодин, 1922) пары эфира, ацетона, ксилола и формалина вызывают сначала увеличение, а затем уменьшение выделения углекислого газа, причем при использовании больших доз этих веществ последний процесс необратим. Под действием хлороформа происходит уменьшение, затем увеличение и снова уменьшение (необратимое) выделения углекислого газа. Ацетон вызывает увеличение, за которым следует некоторое уменьшение выделения углекислого газа, которое, в конечном счете, все же оказывается выше нормы. Такое усиленное выделение углекислого газа при применении слабых доз ацетона может продолжаться

в течение длительного времени, а при больших дозах оно кратковременно и необратимо. Ксилол, а также формалин вызывают повышение, а затем необратимое понижение этого процесса. Под действием умеренных доз эфира, хлороформа, ацетона и ксилола дыхательные движения останавливаются через 10—15 мин., тогда как под влиянием формалина они не прекращаются даже через 2 часа; следовательно, последний действует не на двигательные нервные центры, подобно упомянутым выше веществам, а лишь на химизм дыхательного обмена. Вызываемое наркотиками первоначальное усиление дыхания обусловливается отнюдь не движениями сопротивляющегося насекомого, так как оно сохраняется даже в том случае, когда насекомому дают вдохнуть наркотик и затем сразу же переносят на чистый воздух. У *Nyctobora nyctivaga* никотин усиливает дыхательные движения лишь при больших дозах (Китчелл и Хоскинс, 1935).

Пол. У особей разного пола часто наблюдается различная интенсивность обмена. Например, взрослый самец дрозофилы потребляет в 1 час на 1 *г* веса тела 2,8 *мг* кислорода, а самка—3,4 *мг* (Кучера, 1934). У куколок, наоборот, самцы обладают более высоким обменом, чем самки (Поульсон, 1935).

Мышечная активность. При определенной температуре у взрослых особей обмен обычно значительно интенсивнее, чем у личинок, а у личинок—интенсивнее, чем у куколок. При 30° куколки мух потребляют в 1 мин. на 1 *г* веса тела 8 *мм*^{3} кислорода, личинки—33 *мм*^{3}, а взрослые насекомые—97 *мм*^{3}, что объясняется главным образом различием в их мышечной активности. Пчела нормально потребляет при 18° в 1 мин. на 1 *г* веса тела 30 *мм*^{3} кислорода; так как она в основном питается углеводами, то эти величины соответствуют 9,09 *кал/час* на 1 *кг* веса (во время сгорания подобных веществ при затрате 1 *л* воздуха освобождается 5,047 *кал*).Однако *во время полета* потребление кислорода в 1 мин. на 1 *г* веса тела увеличивается до 1 450 *мм*^{3}, т. е. примерно в 48 раз (Джонгблёд и Вирсма, 1934) или даже больше (Козьмин, 1932). Дрозофила (*Drosophila repleta*) в состоянии покоя поглощает в 1 мин. на 1 *г* веса тела 28 *мм*^{3} кислорода, а при полете, производя 10 920 взмахов крыльев в 1 мин.,—350 *мм*^{3}; при каждом взмахе крыла мышцы потребляют $12 \cdot 10^{-4}$ *см*^{3} кислорода на 1 *г* веса, что соответствует окислению $2{,}5 \cdot 10^{-7}$ *г* гликогена при дыхательном коэффициенте, равном 1, и выделении $1 \cdot 10^{-3}$ *кал* на 1 *г* веса. Количество потребляемого кислорода пропорционально квадрату числа взмахов крыльев. После полета количество потребляемого кислорода на 0,18 *см*^{3} выше нормального (Чэдуик и Джильмур, 1940). Приведенные цифры гораздо ниже величин, полученных другими авторами, несомненно, вследствие того, что у мелких насекомых, у которых соотношение между величиной поверхности и весом тела больше, на полет затрачивается меньшее количество энергии.

У *Deilephila* в покое выделяется в 1 час на 1 *г* веса тела 0,33 *мг* углекислого газа, а при полете—12,22 *мг*, т. е. в 37 раз больше (Кальмус, 1929). У других чешуекрылых, которые в состоянии покоя при 15—20° потребляют в 1 мин. на 1 *г* веса тела в среднем 8 *мм*^{3} кислорода, при отравлении никотином, вызывающим очень энергичные движения крыльев, поглощение кислорода увеличивается в 200 раз (Раффи и Портье, 1932). При полете обмен обычно возрастает, по меньшей мере, в 100 раз и, например, у мухи *Lucilia* может сохраняться на таком высоком уровне в течение 30 мин. (Девис и Френкель, 1940). У человека при максимальной мышечной активности обмен увеличивается лишь в 10—14 раз и только на протяжении нескольких минут.

Размеры тела. Уже давно было отмечено, что у насекомых, так же как и у млекопитающих, интенсивность обмена обратно пропорциональна раз-

мерам животного (Фокс и Симмондс, 1936), независимо от того, сравнивают ли представителей различных видов или особей одного и того же вида, находящихся на разных стадиях развития. Интенсивность обмена на 1 *г* веса тела падает по мере роста насекомого. В табл. 44 в качестве примера приведены величины, иллюстрирующие подобное изменение обмена у *Melanoplus* (Бодин, 1921). Аналогичные результаты получены при измерении обмена и у *Locusta migratoria* (Батлер и Иннес, 1936). Однако закономерности изменения обмена часто значительно более сложны; например, у *Periplaneta* при увеличении веса насекомого от 80 до 200 *мг* обмен уменьшается, но при дальнейшем росте насекомого интенсивность обмена на 1 *г* веса тела остается неизменной (Девис и Слэтер, 1926). Также и у хрущака *Tenebrio* при весе тела в 5 *мг* обмен интенсивен, затем при увеличении веса насекомого до 45 *мг* он быстро падает, но при дальнейшем увеличении веса до 140 *мг* не изменяется (Михаль, 1931).

Таблица 44

ЗАВИСИМОСТЬ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА ОТ ВЕСА ТЕЛА У *MELANOPLUS*

Вес тела, *г*	Выделение углекислого газа, *г* на 1 *г* веса тела
0,94	1,310
1,01	1,263
1,05	1,219
1,08	1,186
1,11	1,174
1,35	1,037
2,16	1,0

Дальше мы увидим, что связь между интенсивностью обмена и весом тела насекомого часто бывает трудно выразить в виде простой зависимости. Некоторые авторы пытались установить зависимость между интенсивностью обмена и величиной поверхности, а не веса насекомого (подобно тому, как это наблюдается у высших животных), что весьма упростило бы выведение зависимости между дыхательным обменом и размером животного. Однако из нескольких полученных ими положительных результатов зачастую были выведены излишне широкие обобщения. Например, Берталланфи (1941) по этому признаку разделял животных на три категории.

1. *Животные, у которых интенсивность обмена находится в простой зависимости скорее от веса, чем от площади поверхности тела.* К этой категории относятся гусеницы и личинки хрущака *Tenebrio*, двукрылых и жесткокрылых. Если вес тела и интенсивность поглощения кислорода нанести в виде логарифмических координат, то выражающая их соотношение кривая представит собой прямую линию с наклоном 45°. Количество поглощенного кислорода на 1 *г* веса тела у мух вдвое больше, чем у гусениц или личинок *Tenebrio* и даже взрослых жесткокрылых. У *Carausius* (Мюллер, 1943) активность дыхания представляет собой экспоненциальную функцию веса тела.

2. *Животные, у которых интенсивность обмена находится в сложной зависимости одновременно и от веса и от площади поверхности тела.* До настоящего времени к этой категории были причислены только моллюски *Planorbis*.

3. *Животные, у которых интенсивность обмена стоит в простой зависимости скорее от площади поверхности, чем от веса тела.* Иначе говоря, обмен этой группы животных подчиняется *закону поверхностей* Рубнера, согласно которому обмен увеличивается пропорционально весу тела в степени 0,67 (изменение поверхности действительно соответствует весу тела в степени 0,67). Практически это значит, что интенсивность обмена соответствует весу тела, возведенному в степень 0,67. Так, например, у *Locusta* (Батлер и Иннес, 1936) потребление кислорода действительно пропорционально изменению веса тела в степени 0,67, т. е., иначе говоря, пропорционально площади поверхности тела. У *Aphis rumicis* интенсивность обмена пропорциональна весу тела в степени 0,60, а у *Blattella*— в степени 0,63

(Симентон, 1933). У дрозофил на стадии предкуколки интенсивность обмена уменьшается по мере увеличения веса насекомого, но если уменьшающееся потребление кислорода сопоставлять не с весом, а с площадью поверхности тела насекомого, то соотношение между ними остается неизменным (Илленби, 1945). Площадь поверхности тела можно вычислить по формуле $S=7{,}7049-2{,}1099\ s$, где s—сырой вес, а S—поверхность в квадратных сантиметрах на 1 *мг* сырого веса. Эта формула представляется более удачной, чем формула, предложенная Мээ ($S=\sqrt[3]{p^2}$), согласно которой приближенно принимается, что площадь поверхности пропорциональна весу тела в степени 0,67, и которая мало согласуется с экспериментальными данными, полученными в течение последних лет.

Для обоснования закона поверхностей принимается, что размеры клеток возрастают прямо пропорционально увеличению площади поверхности тела. Эта зависимость справедлива лишь для некоторых органов, но в большинстве случаев рост организма осуществляется путем размножения клеток, а не увеличения их размера. Кроме того, рост особи происходит неравномерно в течение всех стадий развития; в период между двумя линьками развитие некоторых органов полностью прекращается. Если закон поверхностей верен, то во время подобных периодов остановки роста отдельных органов должен изменяться и обмен, и было бы крайне интересно обнаружить подобные изменения (Илленби, 1944). Впрочем, можно ли в одной математической формуле выразить взаимодействие многочисленных процессов, которые во время развития организма, конечно, не всегда протекают параллельно друг другу.

ДЫХАТЕЛЬНЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ

Пищевой рацион. Дыхательный коэффициент изменяется под влиянием различных факторов, наиболее изученным из которых является *пищевой рацион*. У высших животных при полном сгорании пищевых веществ дыхательный коэффициент равен 1 в том случае, если пища состоит только из углеводов, и 0,7, когда животное питается жирами и белками. Влияние этих веществ на величину дыхательного коэффициента было исследовано и на насекомых. У таракана, питающегося крахмалом, он равен 1,01—1,07; у особей, содержащихся на жирах,—0,78—0,83, а после голодания в течение нескольких дней (во время которого, как мы уже говорили, потребляются в основном жиры тела)—0,65—0,85 (Гуревич, 1928). Несколько иные цифры были получены Пилевичовной (1925): 0,99—1,4 при кормлении насекомых сахаром и 0,69—0,74 при кормлении их белками. Если дыхательный коэффициент больше 1, то это указывает на присутствие процессов восстановления с вероятным превращением сахара в жирные кислоты. При белковом питании дыхательный коэффициент насекомых чрезвычайно сходен с дыхательным коэффициентом птиц, содержащихся на такой же пище. У личинок дрозофилы, воспитывавшихся на очень бедном пищевом рационе, дыхательный коэффициент был крайне низок (0,65) и обмен мало интенсивен (так же как и у таракана). Низкая величина дыхательного коэффициента говорит о том, что в организме насекомого сгорают не только собственные жиры (при сгорании которых дыхательный коэффициент должен быть равен 0,7), но частично и пищевые белки. При добавлении к пище личинок дрозофилы сахаров их дыхательный коэффициент постепенно возрастал до 0,9, тогда как при нормальном питании он равен 0,79 (при сгорании белков дыхательный коэффициент равен 0,8). Эти данные не согласуются с результатами исследований других авторов (Лафон), считающих, что в организме личинок сахара не усваиваются (Будкин, 1939). У личинок мучного хрущака (*Tenebrio molitor*) дыхательный коэффициент при голодании равен 0,7 (Мелленби,

1932). У голодающих личинок жука *Popillia* поглощение кислорода падает сначала быстро, а затем несколько медленнее; дыхательный коэффициент также понижается вследствие сгорания жиров, содержащихся в жировом теле. У пчел, питающихся главным образом сахарами, дыхательный коэффициент в состоянии покоя и при непродолжительном полете равен 1 (Джонгблёд и Вирсма, 1934). У некоторых видов чешуекрылых (*Agrotis segetum*), в организме которых сахара используются для синтеза жиров желтка яиц, при наступлении половозрелости дыхательный коэффициент сильно возрастает до 1,6 и даже до 2,09 (Кожанчиков, 1938). Наконец, у *Pterocallis juglandis* дыхательный коэффициент равен 0,86—величина, соответствующая сгоранию белков, несмотря на то, что пища этого насекомого состоит исключительно из углеводов. Следовательно, можно предполагать, что данное насекомое способно усваивать атмосферный азот, захваченный симбионтами (Тот и Вольский, 1941).

Содержание кислорода в среде. Низкое содержание кислорода вызывает увеличение дыхательного коэффициента (*Tenebrio*—Тунберг, 1905; *Chironomus*—Гарниш, 1930), который может достигнуть 1 (личинки *Anax*—Малеф, 1936). При перемещении насекомых в нормальные условия дыхательный коэффициент снова понижается, причем часто оказывается ниже обычного (Слэтер, 1928). У насекомых с различными условиями существования наблюдается и различная чувствительность к недостатку кислорода; личинки *Baetis*, живущие в проточных, хорошо аэрированных водах, переносят недостаток кислорода хуже, чем личинки *Cloëon dipterum*—обитатели стоячих вод; однако обобщать это явление не следует (Фокс и Симмондс, 1936). О различии в регуляции дыхательных движений в зависимости от биотопа мы уже упоминали. Влияние недостатка кислорода на насекомых зависит от *интенсивности их обмена*. У личинок *Chironomus thummi* поглощение кислорода остается нормальным даже при содержании в среде только 3% кислорода (Гарниш, 1930).

Повышение температуры. Повышение температуры иногда усиливает обмен (табл. 45), если только при этом не усиливается и диффузия газа; в последнем случае при малой концентрации кислорода в среде поглощение этого газа уменьшается скорее при высокой, чем при низкой температуре.

Таблица 45

ИЗМЕНЕНИЕ ДЫХАТЕЛЬНОГО КОЭФФИЦИЕНТА ПОД ВЛИЯНИЕМ ТЕМПЕРАТУРЫ

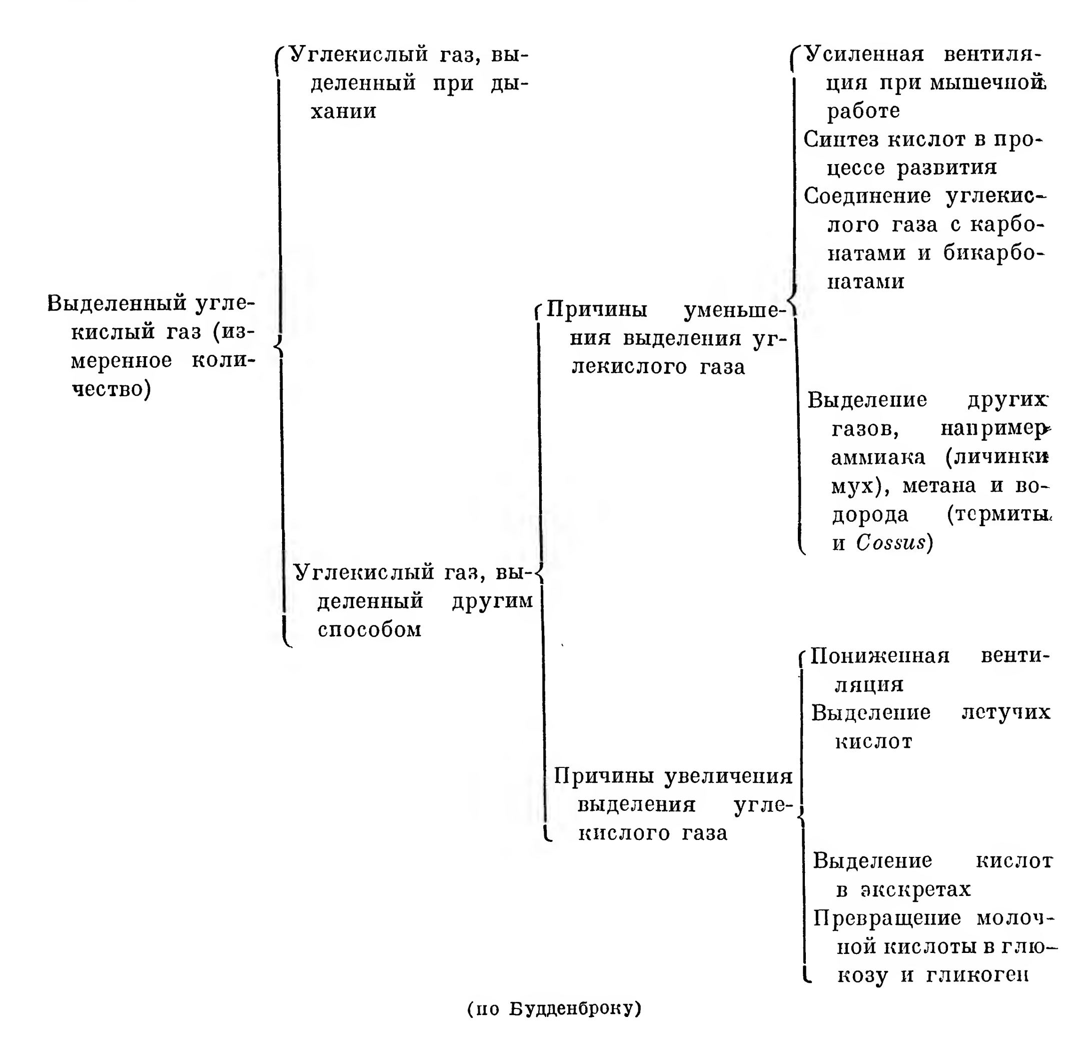
(По Budденброку)

Вид	Температура, °C	Дыхательный коэффициент	Автор
Melolontha	20	0,65	
»	50	0,82	
Musca (куколка) . . .	10	0,52	
» » . . .	45	0,75	
Formica	4	0,5	Дрейер (1932)
»	22	0,86	» »
Chorthohaga	7	0,60	Клейнмэн (1934)
»	29	0,82	» »
Popillia	10	0,68	» »
»	34	0,87	» »

Так, например, у личинок хрущака *Tenebrio molitor* при 20° потребление кислорода остается нормальным до тех пор, пока его концентрация в окружающей среде не достигнет 5%, тогда как при 32° оно начинает уменьшаться уже при содержании кислорода 10% (Гаардер, 1918).

Некоторые авторы считают, что недостаток кислорода сказывается на дыхании насекомого лишь в том случае, когда содержание этого газа в тканях приближается к 0. У личинок хрущака *Tenebrio molitor* при 20° содержание кислорода в тканях тела лишь на 5% отличается от атмосферного, и можно предполагать, что оно резко упадет при понижении содержания кислорода в среде до 5%. Это предположение было подтверждено экспериментально (Гаардер, 1918). Однако во всех этих расчетах не учитывалась продолжительность времени, в течение которого дыхальца остаются открытыми, что может в значительной мере отразиться на результатах.

При определении дыхательного коэффициента следует помнить о влиянии многочисленных факторов, могущих изменить выделение углекислого газа и тем самым исказить получаемые данные. Однако физиологи насекомых не всегда следуют этому правилу. Приведенная ниже схема показывает, что количество выделяемой углекислоты нельзя целиком отнести за счет дыхания.



(по Будденброку)

Понижение температуры. У насекомых, содержащихся при низких температурах, дыхательный коэффициент очень мал. Например, у муравьев при 22° дыхательный коэффициент равен 0,88, а при 4° падает до 0,5 (Дрейер, 1932). У зимующих нимф кобылки *Chortophaga* дыхательный коэффициент равен 0,83 при 27° и 0,62 при 15° (Клейнмэн, 1934). Эти величины дыхательного коэффициента, очевидно, обусловливаются каким-то нарушением обмена, так как они слишком низки, чтобы их можно было объяснить только окислением жиров, и остаются на этом уровне слишком продолжительное время, чтобы их можно было отнести за счет повышенной растворимости газов в жидкостях тела.

Каста. У термитов дыхательный коэффициент изменяется в зависимости от касты. У *Reticulitermes* дыхательный коэффициент рабочих равен 0,975, крылатых форм—0,83, солдат—0,925 и личинок первых стадий развития—0,79 (Гидини, 1939). Дыхательный коэффициент *Zootermopsis* близок к 1. Однако при удалении симбионтов он понижается у *Reticulitermes* до 0,82, а у *Zootermopsis*—до 0,57 (Джильмур, 1940).

АНАЭРОБИОЗ

Уже давно было отмечено, что у насекомых, содержащихся в среде с низким парциальным давлением кислорода или в условиях полного анаэробиоза, при перенесении их в обычную среду потребление кислорода становится значительно выше нормального. Как говорится, насекомое *погашает кислородную задолженность*. Предполагают, что при этом происходит полное сгорание метаболитов, лишь частично окисленных во время анаэробиоза (Гаардер, 1918). Таким образом, в отсутствие кислорода могут протекать начальные стадии катаболизма сахаров вплоть до образования молочной кислоты, тогда как его конечные стадии (окисление последней) во время анаэробиоза тормозятся. Следовательно, *повышенное потребление кислорода* вызывается необходимостью *окисления в организме молочной кислоты*.

Накопление молочной кислоты при анаэробиозе. Приведенное выше предположение подтверждается результатами некоторых наблюдений. Так, у *Periplaneta*, содержавшегося в течение 30 мин. в атмосфере азота, создается кислородная задолженность, которая погашается лишь в течение 1,5—2,0-часового пребывания в нормальных условиях; избыточное количество потребленного за это время кислорода полностью соответствует тому количеству кислорода, которое могло бы быть потреблено за время пребывания в условиях анаэробиоза и которое необходимо для окисления накопившейся молочной кислоты (Слэтер, 1928; Девис и Слэтер, 1926). На *Melanoplus* и *Chortophaga* получены такие же результаты, что и на тараканах; pH гемолимфы у них понижается во время анаэробиоза, который *Melanoplus* переносит легче, чем *Chortophaga*. При перемещении насекомого в обычные условия его дыхание становится медленным и глубоким; следовательно, накопившиеся метаболиты нарушают нервную регуляцию дыхательных центров (Бодин, 1928). У питающегося древесиной таракана *Cryptocercus* кишечная флора почти такая же, как и у термитов *Isoptera*, тогда как их обмен во время анаэробиоза сильно отличается от обмена последних (см. ниже). У *Cryptocercus* через некоторое время после анаэробиоза потребление кислорода возрастает значительно сильнее, чем у термитов. Количество потребленного при этом кислорода втрое больше нормального. Это явление можно целиком объяснить окислением молочной кислоты. Тот факт, что количество углекислого газа, удерживаемого в организме во время перехода в нормальные условия, точно соответствует количеству углекислого газа, выделенному

в течение анаэробиоза, говорит о том, что во время анаэробиоза углекислый газ образуется в результате вытеснения его из бикарбонатов молочной кислотой. Добавим, что у *Cryptocercus* исчезновение кишечной флоры под влиянием кислорода приводит к значительному уменьшению (особенно вначале) избыточного поглощения кислорода после анаэробиоза. Подобное явление наблюдается также и у *Zootermopsis*, но оно не так четко выражено (Джильмур, 1940).

Наконец, у *Chironomus*, повидимому, не происходит погашения кислородной задолженности, и повышенное потребление кислорода после анаэробиоза объясняется возникающим при этом возбуждением личинок (Уолш, 1947).

Роль молочной кислоты. Многие данные противоречат утверждению, что явления, вызываемые анаэробиозом, объясняются исключительно нарушением обмена молочной кислоты. Результаты химических исследований указывают на существование более сложных процессов. Например, если считать, что у *Periplaneta* все изменения дыхательного процесса обусловливаются только окислением молочной кислоты, то количество потребляемого им после анаэробиоза кислорода должно было бы быть значительно бо́льшим (Джильмур, 1940). Как правило, при анаэробиозе содержание в организме насекомого жиров и углеводов уменьшается, содержание же молочной кислоты увеличивается меньше, чем можно было бы ожидать при столь низком падении содержания углеводов. При переходе из анаэробных в нормальные условия содержание молочной кислоты в организме уменьшается и происходит частичный ресинтез углеводов, за счет которого, однако, можно отнести лишь часть избыточно потребленного кислорода. Личинки *Gastrophilus* способны прожить в условиях анаэробиоза (под слоем масла) в течение 17 дней, однако содержание в их тканях молочной кислоты за это время не увеличивается; повидимому, в их организме происходит превращение гликогена в жиры и потребление освободившегося при этом кислорода (Динулеску, 1932). У голодающих личинок *Gastrophilus* с общим весом тела 100 *г* за 24 часа количество жира увеличивается в присутствии кислорода на 0,03 *г*, а в условиях анаэробиоза—на 0,06 *г* (Кемнитц, 1926). Термиты *Zootermopsis* в анаэробных условиях погибают через 6—7 час. (наблюдения, не согласующиеся с данными Кука и Скота, установившими бо́льшую выносливость термитов к низкому содержанию кислорода). При перенесении этих насекомых в атмосферу воздуха потребление ими кислорода увеличивается лишь незначительно (примерно на 50% от того уровня, до которого оно понизилось во время анаэробиоза). Следовательно, количество углекислого газа, образующееся во время анаэробиоза, не зависит от степени укисления бикарбонатов (Джильмур, 1941).

Теория Гарниша. Химические процессы, протекающие при анаэробиозе, в настоящее время детально исследованы Гарнишем (1939—1943) на личинках *Chironomus* и *Tenebrio molitor*. Этот автор склонен отказаться от приведенной выше гипотезы накопления молочной кислоты в течение анаэробиоза. У *Tenebrio* и *Chironomus* это накопление, действительно, отнюдь не находится в прямой зависимости от продолжительности анаэробиоза. Кроме того, у личинок, содержавшихся в течение 24 час. в условиях анаэробиоза, не замечается увеличения кислотности внутренних тканей организма, тогда как кислотность окружающей среды, наоборот, явно увеличивается. Следовательно, кислоты выделяются из организма наружу, и повышение дыхательного обмена, происходящее после анаэробиоза, следует рассматривать не как регуляцию содержания кислот, а как процесс восстановления нарушений, вызванных недостатком кислорода. При этом основная роль принадлежит гликогену. У *Chironomus thummi* расходование гликогена

за 24 часа составляет 0,065—0,085% сырого и 0,46—0,59% сухого веса, а при анаэробиозе—0,63—0,791% сырого и 4,43—5,58% сухого веса. Содержание гликогена уменьшается в мышцах, кишечнике и мальпигиевых сосудах, но не в жировом теле. Содержание жиров увеличивается очень незначительно в кратковременных опытах и весьма заметно при длительных экспериментах. Кислород, освобождающийся при образовании жиров из гликогена, обеспечивает существование личинок в условиях анаэробиоза и благоприятствует процессам раскисления (что объясняет отсутствие прямой зависимости между содержанием кислот и продолжительностью анаэробиоза). В самом деле, у *Chironomus* конечными продуктами обмена являются масляная и капроновая кислоты; проведенные измерения показывают, что минимальному содержанию этих кислот соответствуют повышенное расходование гликогена и образование жиров; следовательно, в последних процессах и заключается подлинный механизм регуляции содержания кислот в организме. Подобная регуляция представляет собой, повидимому, общее правило, так как у планарий, аскарид, дождевых червей и мучных хрущаков расходование гликогена всегда интенсивнее во время анаэробиоза. Освобождение кислорода, происходящее при превращении гликогена, Гарниш называет *вторичным оксибиозом*. Поденки, например *Cloëon dipterum*, у которых подобного процесса не происходит, способны переносить анаэробиоз лишь в течение крайне непродолжительного времени, причем устойчивость личинок к недостатку кислорода, повидимому, определяется условиями их существования; *Chironomus bathophilus*, живущий на дне озер в иле, бедном кислородом, обладает слабым дыхательным обменом и переносит отсутствие кислорода значительно легче, чем *Chironomus thummi*, обитающий в более аэрированной среде; через 48 час. содержания в условиях анаэробиоза это насекомое потребляет не больше кислорода, чем обычно.

Следовательно, усиленное усвоение кислорода после анаэробиоза вовсе не объясняется, как считали многие авторы, погашением кислородной задолженности, так как в организме насекомых существует регуляция содержания кислот и он снабжается кислородом за счет превращения гликогена. Однако во время анаэробиоза, или, по терминологии Гарниша, во время *вторичного оксибиоза*, в организме насекомых, повидимому, накапливаются вещества, стимулирующие поглощение кислорода; правда, в физиологическом растворе дыхание кусочков ткани не изменяется ни до анаэробиоза, ни после него, но обмен гемолимфы после лишения ее кислорода резко усиливается за счет выделяемой в нее внеклеточной оксидазы. Для проверки последнего предположения следовало бы ввести нормальному насекомому очищенный экстракт гемолимфы особи, находившейся в условиях анаэробиоза; однако подобные, безусловно, решающие опыты не были осуществлены.

Гипотезы Гарниша могут быть приняты, конечно, только после экспериментальной проверки. Нам кажется, что этот автор упускает одну возможность. Если у позвоночных, как предполагают некоторые авторы, регуляция дыхания действительно обусловливается содержанием молочной кислоты или углекислоты в клетках дыхательного центра, а не в крови, то нельзя ли предположить, что то же самое происходит и у беспозвоночных? Так как содержание кислот в гемолимфе не зависит от продолжительности анаэробиоза, то, быть может, изменение дыхания регулируется накоплением этих веществ в нервных клетках дыхательного центра—среды слабо забуференной, в которой диффузия затруднена. Во всяком случае, у насекомых многих видов инъекция молочной кислоты вызывает усиление дыхания. Ввиду высокого содержания в гемолимфе кальция и фосфорных соединений было бы интересно исследовать, наблюдаются ли у насекомых, так же как и у позвоночных, явления асфиксической гиперкальцемии и

гиперфосфатемии; кроме того, следовало бы попытаться обнаружить явления гипергликемии, гиперурицемии и гиперхолестеринии.

ЛИТЕРАТУРА

Adrian E. D., 1931. Potential changes in the isolated nervous system of *Dytiscus marginalis*, *J. Physiol.*, **72**, 132—151.
Agrell I., 1947. Some experiments concerning thermal adjustement and respiratory metabolism in insects, *Ark. Zool.*, **39**, 1—48.
Alterberg G., 1934. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Biologie der Limnophilen und Syrphidenarten, *Biol. Zbl.*, **54**, 1—20.
Babak E., 1912. Zur Physiologie der Atmung bei *Culex*, *Internat. Rev. Hydrobiol. Hydrogr.*, **5**, 81—90.
Babak E., 1912. Untersuchungen über die Atemzentrentätigkeit bei den Insekten. I. Ueber die Physiologie der Atemzentren von *Dytiscus*. II. Ueber die Ventilation des Tracheensystems *Arch. ges. Physiol.*, **147**, 349—374.
Babak E., Foustka O., 1907. *Arch. ges. Physiol.*, **119**, 330—348.
Beadle L., 1939. Regulation of the hemolymph in the saline water mosquito larvae *Aëdes detritus*, *J. exper. Biol.*, **16**, 346—362.
Bergold G., 1935. Die Ausbildung der Stigmen bei Coleopteren verschiedener Biotope, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **29**, 511—526.
von. Bertallanffy L., 1941. Stoffwechseltypen und Wachstumtypen, *Biol. Zbl.*, **61**, 510—532.
Bodine J. H., 1921. Factors influencing the water content and the rate of metabolism of certain Orthoptera, *Biol. Bull.*, **32**, 137.
Bodine J. H., 1922. The effect of light and decapitation on the rate of CO_2 output of certain Orthoptera, *J. exper. Zool.*, № 35.
Bodine J. H., 1922. Anaesthetics and CO_2 output. The effect of anaesthetics and other substances on the production of carbon dioxide by certain Orthoptera, *J. exper. Zool.*, **35**, 223.
Bodine J. H., 1928. The anaerobic metabolism of an Insect (*Orthoptera*), *Biol. Bull.*, **55**, 395.
Both M. P., 1934. Die Regulation des Luftschöpfens bei *Notonecta glauca*, *Z. vergl. Physiol.*, **21**, 167—175.
Botjes J. O., 1932. Die Atemregulierung bei *Corixa geoffroyi*, *Z. vergl. Physiol.*, **17**, 557—564.
Brocher F., 1919. Résumé de mes travaux concernant les insectes aquatiques parus de 1915 à 1918, *Ann. Biol. Lac.*, 9, 41—50.
Brocher F., 1931. Le mécanisme de la respiration et celui de la circulation du sang chez les Insectes, *Arch. Zool.*, **74**, 25—32.
von Buddenbrock W., von Rohr G., 1922. Die Atmung von *Dixippus morosus*, *Z. allg. Physiol.*, **20**, 111—160.
Bult T., 1939. Ueber die Bewegung der Flüssigkeit in den Tracheolen der Insekten, Groningen, Diss., 143 p.
Burtt E. T., 1936. A description of a new type of a larval respiratory organ in *Atrichopogon fasciatus*, *Proc. Entom. Soc.*, **A 11**, 61—65.
Butler C. G., Innes J. M., 1936. A comparison of the rate of metabolic activity in the solitary and migratory phases of *Locusta migratoria*, *Proc. R. Soc.*
Butschli O., 1874. Ein Beitrag zur Kenntnis der Stoffwechsels, insbesondere die Respiration bei den Insekten, *Arch. Anat. Physiol.*, 348—361.
Chadwick L., Gilmour D., 1940. Respiration during flight in *Drosophila repleta* Wollaston; the oxygen consumption considered in relation to the wing rate, *Physiol. Zool.*, **13**, 298—340.
Chauvin R., 1941. Notes sur la physiologie comparée des Orthoptères. II. Sur les mouvements respiratoires de quelques Orthoptères, *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **65**, 292—299.
Christensen P. J. H., 1928. *Dansk. Naturhist. Forsch.*, **86**, 21—48.
Cook S. F., 1932. The respiratory gas exchanges in *Termopsis nevadensis*, *Biol. Bull.*, **63**, 246—257.
Cook S. F., Scott R. C., 1932. The relation between absorption and elimination of gases by *Termopsis angusticolis*, *Biol. Bull.*, **63**, 505—512.
Cotton R. T., 1932. The relation of respiratory metabolism of insects to their susceptibility to fumigants, *J. econ. Entom.*, **25**, 1088—1103.
Damant G. C., 1924. The adjustment of buoyancy of the larva of *Corethra plumicornis*, *J. Physiol.*, 59, 345—356.
Davies W. M., 1927. On the tracheal system of Collembolla with special reference to that of *Sminthurus viridis*, *Q. J. microsc. Sc.*, **71**, 15—30.
Davis J. G., Slater W. K., 1923. The anaerobic metabolism of the cockroach *Periplaneta orientalis*, *Biochem. J.*, № 20.

Davis R. A., Fraenkel G., 1940. The oxygen consumption of flies during flight, *J. exper. Biol.*, 27, 402—408.
Demoll B., 1927. Untersuchungen über die Atmung der Insekten, *Z. Biol.*, 86, 45—66.
Dodds G. S., Hisaw F. L., 1924. Ecological studies of aquatic insects, *Ecology*, 5, 262—271.
Dreyer W. A., 1932. The effect of hibernation and seasonal variation of temperature on respiratory exchange of *Formica ulkei*, *Physiol. Zool.*, 5, 301—331.
Dubuisson M., 1924. Observations sur la ventilation trachéenne des Insectes. Première note sur la ventilation trachéenne des Acridiens, *Bull. Cl. Sc. Acad. R. Belg.*, sér. 5, 10, 373—391.
Dubuisson M., 1924. Observations sur le mécanisme de la ventilation trachéenne chez les Insectes, *Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belg.*, sér. 5, 10, 635—656.
Dubuisson M., 1926. Observations sur la ventilation trachéenne des Insectes, *Bull. Cl. Sc. Acad. R. Belg.*, sér. 5, 12, 127—138.
Dupont-Raabe M., 1949. Réaction humorales des chromotophores de la larve de Corèthre, *C. R. Acad. Sc.*, 228, 130.
Ege R., 1915. On the respiratory conditions of the larva and pupa of *Donacia*, *Kjobenhavn Nat. Medd.*, 66, 183—196.
Ege R., 1915. *Z. allg. Physiol.*, 17, 18—124.
Ellenby C., 1945. Oxygen consumption and surface area in *Drosophila*, *J. exper. Biol.*, 21, 38—45.
Ewing H., 1904. The function of the nervous system vith special reference to respiration in Acridiidae, *Kansas Univ. Sc. Bull.*, 2 (11).
Fink D. E., 1927. A micromethod for estimating the relative distribution of glutathione in Insects, *Science*, 65, 1435.
Fleischmann W., Lenz H., Pollaczek H., 1937. Ueber Kohlenoxydvergiftung von Insektenlarven, *Biochem. J.*, 22, 281—283.
Florkin M., 1944. L'évolution biochimique, Masson, Paris.
Fox H. M., 1920. *J. gener. Physiol.*, 3, 565—574.
Fox H. M., Simmonds B. G., 1933. Metabolic rate of aquatic arthropods from different habitats, *J. exper. Biol.*, 10, 67—74.
Fox H. M., Simmonds B. G., Washbourn R., 1935. Metabolic rate of Ephemerid nymphs from swiftly flowing and from still waters, *J. exper. Biol.*, 12, 169—185.
Fox H. M., Wingfield E. H., Simmonds R. G., 1937. The oxygen consumption of Ephemerid nymphs from flowing and from still waters in relation to the concentration of the oxygen in the water, *J. exper. Biol.*, 14, 210.
Fraenkel G., 1932. Untersuchungen über die Koordination von Reflexen und automatisch nervösen Rhytmen bei Insekten. I. Die Flugreflexe der Insekten und ihre Koordination. II. Die nervöse Regulierung der Atmung während des Fluges. III. Das Problem der gerichteten Atemströmes in den Tracheen der Insekten. IV. Ueber die nervösen Zentren der Atmung und die Koordination ihrer Tätigkeit, *Z. vergl. Physiol.*, 16, 381—394, 394—418, 418—444, 444—462.
Fraenkel G., Herford G. V. B., 1938. The respiration of Insects through the skin, *J. exper. Biol.*, 15, 266—280.
von Frankenberg G., 1915. Die Schwimmblasen von *Corethra*, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, 35, 505—592.
von Frankenberg G., 1928. Ausgleich künstlicher Gewichtvermehrung durch die Larve von *Corethra*, *Zool. Anz.*, 76, 237—240.
Gaarder T., 1918. *Biochem. Z.*, 89, 48—125.
Chidini G. M., 1939. Studi sulle termiti. Ricerche sul quotiente respiratorio nelle diverse caste di *Reticulitermes lucifugus*, *Riv. Biol.*, 2, 385—389.
Gilmour D., 1940. The anaerobic gaseous metabolism of the termite *Zootermopsis navadensis*, *J. cell. a. comp. Physiol.*, 15, 331—342.
Gilmour D., 1941. Metabolism in the larvae of *Tenebrio molitor*. Gaseous metabolism and changes in glycogen, fat and lactic acid, *J. cell. a. comp. Physiol.*, 18, 93—100.
Gourevitch A., 1928. Le quotient respiratoire des Blattes en fonction de la nourriture, *C. R. Soc. Biol.*, 98, 26—27.
Grandori R., 1911. *Redia*, 7, 363—428.
Gunn D. L., 1935. The temperature and humidity relations of the cockroach. III. A comparison of the temperature preferences and of the rates of dessication and respiration of *Periplaneta americana*, *Blatta orientalis* and *Blattella germanica*, *J. exper. Biol.*, 12, 185—199.
Harnisch O., 1938. Studien zur Anaeroben und Erholungsstoffwechsel der Larve der *Chironomus thummi*, *Z. vergl. Physiol.*, 26, 200.
Harnisch O., 1938. Zur Analyse des Sauerstoffverbrauchs der Larven von *Cloëon dipterum* and *Ephemera vulgata*, *Z. vergl. Physiol.*, 26, 548.
Harnisch O., 1939. Studien zum Anaeroben und ... II. Säurebildung und Notoxybiose, *Z. vergl. Physiol.*, 27, 275.

Harnisch O., 1941. Untersuchungen über Erholungsatmung und anaeroben Stoffwechsel der Larve von *Tenebrio molitor*, *Z. vergl. Physiol.*, 28, 428.
Harnisch O., 1941. Versuch einer Analyse der Oxybiose wirbelloser Tiere, *Naturwissenschaften*, 277—284.
Harnisch O., 1842. Die Bedeutung der Säureabschiedung bei der Anaerobiose der *Chironomus*-Larven, *Naturwissenschaften*, 147—148.
Harnisch O., 1942. Zur Analyse der Oxybiose der Larve von *Chironomus bathophilus* einer *Chironomus*-Larve der Seentiefe, *Zool. Anz.*, **139**, 1—12.
Harnisch O., 1943. Aerobe und anaerobe Glycolyse bei einigen wirbellosen Tieren, *Z. vergl. Physiol.*, **30**, 145—166.
Hazelhoff E. H., 1926. Regeling der Ademhaling bif Insekten en Spinnen, Utrecht.
Hazelhoff E. H., 1927. *Z. vergl. Physiol.*, 5, 179—190.
Heberdey R. F., 1938. Beiträge zum Bau des Subelytralraumes und zur Atmung der Coleopteren, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **33**, 667—734.
Herford G. M., 1938. Tracheal pulsation in the flea, *J. exper. Biol.*, **15**, 327—338.
Heymons R., 1908. Süsswassers Hymenopteren aus der Umgebung Berlin, *Dt. Entom. Z.*, 52, 137—150.
Hoffman C. T., 1940. The relation of *Donacia* larvae (*Chrysomelidae, Coleoptera*) to dissolved oxygen, *Ecology*, 21, 176—183.
Jongbloed J., Wiersma C. A. G., 1934. Der Stoffwechsel der Honigbiene während des Fliegens, *Z. vergl. Physiol.*, 21, 519—533.
Kalmus H. Z., 1929. Die CO_2 produktion beim Fluge von *Drosophila elpenor* (Weinschwarmen), *Z. vergl. Physiol.*, 10, 445—455.
Kalmus H. Z., 1937. Die Entwicklungsdauer der *Drosophila*-Puppen bei verschiedener Sauerstofftension, *Z. vergl. Physiol.*, 24, 409—412.
Keilin D., 1924. On the appearance of gas in the tracheae of insects, *Proc. Cambridge Phil. Soc.*, 1, 63—70.
Keilin D., Tate P., Vincent M., 1935. The perispiracular glands of mosquito larvae, *Parasitology*, **27**, 257—262.
Kitchell R. M., Hoskins W. M., 1935. Respiratory ventilation in the cockroach in air, carbon dioxide and nicotine atmospheres, *J. econ. Entom.*, 28, 924—933.
Kittel A., 1941. Körpergrösse, Körperzeiten und Energiebilanz. II. Der Sauerstoffverbrauch der Insekten in Abhängigkeit der Körpergrösse, *Z. vergl. Physiol.*, **48**, 533.
Kleinman L. W., 1934. The effect of temperature upon the respiratory quotient of the grasshopper *Chortophaga viridifasciata* and larvae of the Japanese beetle *Popillia japonica* with reference to changes during hibernation, *J. cell. a. comp. Physiol.*, 4, 221—235.
Koch A., 1918. Zur Physiologie der Tracheensystems der Larven von *Mochlonyx*, *Mitt. Zool. Inst. Westfäll. Wilhems. Univ. Munster*, **1**, 11—13.
Koch A., 1920. Messende Untersuchung über den Einfluss von Sauerstoff und Kohlensäure auf *Culex*-larve bei den Submersion. Studien an Culiciden, *Zool. Jhrb.*, *Zool.*, 37, 361—492.
Koch H., 1934. Essai d'interprétation de la soi-disant réduction vitale des sels d'argent par certains organes d'Arthropodes *Ann. Soc. Sc. Bruxelles*, **54**, 346—361.
Koch H., 1936. Recherches sur la physiologie du systéme trachéen clos, Bruxelles, Hayez.
Kocian V., 1936. Ueber den Einfluss des Elektrizitätstromes mit einer hohen Frequenz und Spannung auf die Metamorphose und Sauerstoffverbrauch der Insektenpuppen und Larven, *Zool. Jahrb.*, *allg. Zool.*, 56, 1—6.
Кожанчиков И., 1938. Об особенностях тканевого дыхания насекомых, *ДАН*, 19, № 9, 759—761.
Кожанчиков И. В., Маслова Е., 1935. *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, 55, 219—230.
Kosmin W. P. et coll., 1932. Zur Kenntnis der Gaswechsel und der Energieverbrauch in Beziehung zu deren Aktivität, *Z. vergl. Physiol.*, 17, 408—422.
Kreuger F., 1914. Physiologisch-biologisch Studien über die Atmung bei den Arthropoden. 4. Ueber die Bedeutung der Luft der Subelytralraumes bei *Dytiscus*, *Lunds Univ. Arskr.*, 10, № 13, 20.
Krogh A., 1911. On the hydrostatic mechanism of the *Corethra* larvae with an account of methods of microscopical gas analysis, *Skand. Arch. Physiol.*, 25, 183—203.
Krogh A., 1913. Composition of tracheal air in some insects, *Skand. Arch. Physiol.*, **29**, 28—36.
Krogh A., 1919. *J. Physiol.*, 52, 391—408.
Krogh A., 1920. *Arch. Ges. Physiol.*, **179**, 95—120.
Kucera W. S., 1934. Oxygen consumption in the male and female fly *Drosophila melanogaster*, *Physiol. Zool.*, 7, 449—458.
Kunckel D'Herculais J., 1879. *Ann. Soc. Entom. Fr.*, 9, 349—357.
Landois H., Thelen W., 1867. *Z. wiss. Zool.*, **17**, 185—214.
Lauterborn R., 1903. Tracheenkiemen an den Beinen einer Perlidenlarve, *Taeniopteryx nevulosa*, *Zool. Anz.*, 26, 637—642.
Lee M. O., 1924. Respiration in Orthoptera, *Am. J. Physiol.*, 68, 135.

Lee M. O., 1925. On the mechanism of respiration in certain Orthoptera, *J. exper. Zool.*, **41**, 125.
Lee M. O., 1929. The function of air sacs in holopneustic insects, *Science*, **69**, 334—335.
Lestage J. H., 1920. *Ann. Biol. Lac.*, **10**, 231—260.
Lübben, H., 1907. Ueber die innere Metamorphose der Trichopteren (Respirationsystem, Geschlechtdrüsen und Darm), *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, **24**, 71—128.
Ludwig D., 1937. The effect of different relative humidities on respiratory metabolism and survival of the grasshopper, *Chortophaga viridifasciata*, *Physiol. Zool.*, **10**, 342.
Lund E. J., 1911. On the structure, physiology and use of photogenic organs with special reference to Lampyridae, *J. exper. Zool.*, **11**, 415—468.
MacArthur J. M., 1929. An experimental study of the functions of the different spiracles in certain Orthoptera, *J. exper. Zool.*, **53**, 117—128.
MacCutcheon F. H., 1939. The respiratory mechanism of the grasshopper, *J. Elisha Mitchell Sc. Soc.*, **55**, 236—237.
MacGovran E. R., 1931. A method of measuring tracheal ventilation in insects and some results obtained with grasshoppers, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **24**, 751—761.
Maloeuf N. S. R., 1936. Quantitative studies on the respiration of aquatic Arthropods and on the permeability of their outer integument to gases, *J. exper. Zool.*, **74**, 323—351.
Marcu O., 1929. Beitrag zur Kenntnis der Tracheen bei der Cerambyciden und Chrysomeliden, *Zool. Anz.*, **85**, 329—332.
Marcu O., 1931. Beitrag zur Kenntnis der Tracheen der Insekten, *Zool. Anz.*, **93**, 71—73.
Matula J., 1911. *Pflüger's Arch.*, **138**, 188.
Mellanby K., 1934. The site of loss of water of some insects, *Proc. R. Soc.*, **B116**, 139—149.
Michal K., 1931. Oszillation in Sauerstoffverbrauch der Mehlwurmlarven *Tenebrio molitor*, *Zool. Anz.*, **95**, 65—75.
Morgan A. H., Grierson M. C., 1932. The functions of the gills of burrowing mayflies *Heptagenia recurvata*, *Physiol. Zool.*, **5**, 230—245.
Morgan A. H., O'Nell H. W., 1931. The function of the tracheal gills in the larva of the caddis fly *Macronema*, *Physiol. Zool.*, **4**, 361—379.
Müller I., 1943. Untersuchungen zur Gesetzlichkeit des Wachstums. IX. Die Abhängigkeit der Atmung von der Körpergrösse bei *Dixippus morosus* und ihre Beziehung zum Wachstum, *Z. vergl. Physiol.*, **30**, 138—144.
Nigmann M., 1908. Anatomie und Biologie von *Acentropus niveus*, *Zool. Jhrb.*, *System.*, **26**, 489—560.
Pantel J., 1910. Recherches sur les Diptères à larves entomobies. Caractères parasitiques au point de vue biologique et histologique, *Cellule*, **16**, 25—212.
Pennak R. W., MacColl C. M., 1944. An experimental study of oxygen absorption in some damselfly naiads, *J. cell. a. comp. Physiol.*, **23**, 1—10.
Portier P., 1911. Resherches physiologiques sur les Insectes aquatiques, *Arch. Zool.*, sér. 6, **8**, 89—379.
Poulson D. F., 1935. Oxygen consumption of *Drosophila* pupae. I. *Drosophila melanogaster*, *Z. vergl. Physiol.*, **22**, 466—472.
Prüffer J., 1929. *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 1—46.
Pulikowsky N., 1927. Die respiratorische Anpassungerscheinung bei den Puppen der Simuliden und einigen anderen in schnellfiessenden Bächen lebenden Dipterenpuppen, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **7**, 384—443.
Radu V., 1932. Les cellules trachéenes des Oestres du Cheval, *Arch. d'Anat. microsc.*, **3**, 292—376.
Raffy M., Portier P., 1932. L'intensité des échanges respiratoires pendant le vol chez les Lépidoptères, *C. R. Soc. Biol.*, **108**, 1062—1064.
Regen J., 1911. Untersuchungen über die Atmung der Insekten unter Anwendung der graphischen Methode, *Pflüger's Arch.*, № 138.
Remy P., 1925. Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques invertébrés, Nancy, Wagner, 220 p.
Rich S. G., 1918. The gill chamber of dragonfly nymphs, *J. Morphol.*, **31**, 317—349.
Riede E., 1912. Vergleichende Untersuchungen der Sauerstoffversorgung in den Insektenovarien, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **31**, 231—310.
Roller L. W., 1906. Respiratory responses in the grasshopper to variations in pressure, *Kansas Univ. Sc. Bull.*, **4**, № 7.
Rona P., Parfentjev J. A., Lippman H., 1930. Die Oxydationskatalysatoren bei Insekten, *Biochem. Z.*, **233**, 205—212.
Sayle M. H., 1928. Factors influencing the metabolism of *Aeschna umbrosa* nymphs, *Biol. Bull.*, **54**, 212—229.
Schulz F. N., 1927. Oppenheimer's Hdb. Biochem., 2e éd., **7**, 439—488.
Seurat L. G., 1898. Sur l'appareil respiratoire des larves des Hyménoptères entomophages, *C. R. Acad. Sc.*, **127**, 636—638.
Sikes E. K., Wigglesworth V. B., 1931. The hatching of insect from the egg and the appearance of air in the tracheal system, *Q. J. microsc. Sc.*, **74**, 165—192.

Simanton W. A., 1933. Determination of the surface area in insect, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **26**, 247—254.
Slater, 1928. *Biol. Rev.*, **3**, 308—328.
Stahn I., 1928. Ueber die Atmungsregulation, besonders die Kohlensäureregulation, bei *Dixippus morosus* und *Aeschna grandis*, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **46**, 1—86.
Stokes A. C., 1893. The structure of insect tracheae, with special reference to those of *Zaithia fluminea*, *Science*, **21**, 44—46.
Szabo-Patay J., 1924. Sur la morphologie et la fonction de l'appareil respiratoire des *Aphelochirus*, *Ann. Mus. Nat. Hongr.*, **21**, 35—55.
Taylor I. R., 1902. On the tracheal system of *Simulium*, *Trans. Entom. Soc. Lnd.*, 701—716.
Thorpe W. H., 1928. The elimination of carbon dioxide in insects, *Science*, **68**, 433—434.
Thorpe W. H., 1930. The biology, postembryonic development and economic importance of *Cryptochaetum iceryae* (*Diptera*, *Agromyzidae*) parasitic on *Icerya purchasi* (*Coccidae*, *Monophlebini*), *Proc. Zool. Soc. Lnd.*, 929—971.
Thorpe W. H., 1932. Experiments upon respiration on the larvae of parasitic Hymenoptera, *Proc. Zool. Soc. Lnd.*, **190**, 450—471.
Thorpe W. H., 1934. The biology and development of *Cryptochaetum grandicorne* (*Diptera*) an internal parasite of *Guerrinia serratulae* (*Coccidae*), *Q. J. microsc. Sc.*, **77**, 273—304.
Thorpe W. H., 1936. On a new type of respiratory interrelation between an insect (*Chalcididae*) parasite, and its host (*Coccidae*), *Parasitology*, 28, 217—240.
Thorpe W. H., Crisp D. J., 1948. Studies on plastron respiration I. II. III., *J. exper. Biol.*, 227—310.
Thunberg T., 1905. Der Gasaustausch einiger niederer Thiere in seiner Abhängigkeit vom Sauerstoffpartialdruck, *Skand. Ark. Physiol.*, **17**, 133—195.
Tillyard R. J., 1927. The biology of dragonflies, Cambridge, 396 p.
Toth L., Wolsky A., 1941. Gaswechsel und respiratorisher Quotient bei den Aphiden, *Zool. Anz.*, **136**, 99—103.
Toth L., Wolsky A., Batori M., 1942. Stickstoffbindung aus der Luft bei den Aphiden und bei den Homopteren, *Z. vergl. Physiol.*, **30**, 67—73.
Uvarov B. P., 1928. Insect nutrition and metabolism, *Trans. Entom. Soc.*, 258—343.
Varley G. C., 1937. Aquatic insects larvae which obtain oxygen from the root of plants, *Proc. Entom. Soc. Lnd.*, **12**, 55—60.
Varley G. C., 1939. On the structure and function of the hind spiracles of the larva of the beetle *Donacia*, *Proc. Entom. Soc. Lnd.*, **14**, 115—123.
Vayssiere A., 1882. *Ann. Sc. natur. Zool.*, **13**, 1—137.
Wagner M., 1926. Bau und Funktion des Atmungsystems der Kriebelmücken, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **42**, 441—486.
Wallengren H., 1913. Physiologische biologische Studien über die Atmung bei den Arthropoden. I. Die Atmung der gehirnlosen *Aeschna*-Larven, *Lunds Univ. Arskr.*, N. F., 2, № 16.
Wallengren H., 1914. Die Mechanik der Atembewegungen bei *Aeschna*-Larven. A. Das Chitinskelett. B. Die Muskulatur der Abdomen, *Lunds Univ. Arskr.*, N. F., **10**, № 4.
Wallengren H., 1914. Die Ventilationgrösse des respiratorischen Darmes. Ist der Rythmus der Atembewegungen von Wasserströmungen bedingt, *Lunds Univ. Arskr.*, N. F., № 8.
Walling E. L., 1906. The influence of gases and temperature on the cardiac and respiratory movements of the grasshopper, *J. exper. Zool.*, **3**, 621.
Walshe B. M., 1947. On the function of haemoglobin in *Chironomus* after oxygen lack, *J. exper. Biol.*, **23**, 329—342.
Weise H., 1938. Die Atmung bei den Larven und Puppen der Schwebfliegen aus der Verwandschaft der Eristalinae unter Berücksichtigung ihrer Metamorphose, *Z. wiss. Zool.*, **151**, 467—524.
Weismann A., 1863. *Z. wiss. Zool.*, **13**, 159—220.
Weissenberg R., 1908. Zur Biologie und Morphologie einer in der Kohlweislingsraupe parasitischlebenden Wespenlarve (*Apanteles glomeratus*), *Sitz. Ber. Ges. Naturf. Fr.*, 1—18.
Welch P. S., Sehon G. L., 1928. The periodic vibratory movements of the larva of *Nymphula maculalis* Clemens (*Lepidoptera*), *Ann. Entom. Soc. Am.*, 21, 243—258.
Wigglesworth V. B., 1930. A theory of tracheal respiration in insects, *Proc R. Soc.*, **B106**, 229—250.
Wigglesworth V. B., 1931. The extent of air in the tracheoles of some terrestrial insects, *Proc. R. Soc.*, **B109**, 354—359.
Wigglesworth V. B., 1935. The regulation of respiration in the flea *Xenopsylla cheopsis*, *Proc. R. Soc.*, **B118**, 397—419.
Wigglesworth V. B., 1938. The absorption of fluid from the tracheal system of the mosquito larvae at hatching and moulting, *Proc. R. Soc.*, **B15**, 248—254.

Wigglesworth V. B., 1941. The effect of pyrethrum on the spiracular mechanism of insects, *Proc. R. Soc.*, B16, 11—14.
Willis J. H., 1925. Effect of different tensions of carbon dioxide on certain Orthoptera, *Biol. Bull.*, № 48.
Wingfield C. A., 1937. Functions of the gills of the may-fly nymphs, *Cloëon dipterum*, *Nature*, 140, 27.
Wingfield C. A., 1939. The functions of the gills of may-fly nymphs from different habitals, *J. exper. Biol.*, 10, 363—373.
Wrede F., Kramer H., 1926. Beiträge zur Atmung der Insekten. I. Mitteilung über die Tracheenatmung bei Raupen (*Harpyia vinula* und *Sphinx ligustri*). II. Metteilung. Ueber den Gasstoffwechsel bei der Wasserwanze (*Naucoris cimicoides*), *Pflüger's Arch.*, 211, 228—243; 212, 15—23.
Zavrel J., 1920. *Bull. Intern. Acad. Sc. Prague*, 22, 120—129.

Глава VII

НЕРВНАЯ СИСТЕМА. ПЕРЕДВИЖЕНИЕ. РЕФЛЕКСЫ И ТРОПИЗМЫ

СТРОЕНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

НЕЙРОНЫ

Нервные клетки, или *нейроны*, представляют собой крупные клетки, от тела которых отходят тонкие ветвящиеся отростки—*дендриты* и один длинный отросток—*аксон*. От основания аксона часто отходит боковое ответвление. Совокупность аксонов образует нерв.

Нейроны бывают двух типов: *чувствительные* и *двигательные*. Первые расположены на периферии тела и проводят возбуждение к мозговым центрам. Обычно эти клетки биполярны, т. е., кроме аксона, от противоположного полюса клетки отходит отросток, направляющийся к периферической чувствительной клетке. *Чувствительные* нейроны могут быть биполярными или мультиполярными; их дендриты заканчиваются разветвлениями в мышцах, железах или внутренних органах, а сами нейроны обычно расположены на периферии тела насекомого. Мультиполярные чувствительные нейроны часто считают элементами автономной периферической нервной системы, подобной периферической нервной системе кольчецов (Снодграсс, 1934; Будденброк, 1937).

Двигательные нейроны находятся в центральной нервной системе. Они всегда униполярны, и их аксоны дают только одну коллатераль, связывающую эти клетки с другими элементами нервной системы (с ассоциативными нейронами, или с коллатералями чувствительных нейронов). Аксоны двигательных нейронов образуют двигательные нервы, заканчивающиеся в мышцах либо внутри дойеровых бугорков, либо тонкими разветвлениями на поверхности мышечных волокон.

Нервы обычно состоят из чувствительных и двигательных аксонов.

Ассоциативные нейроны расположены на периферии ганглиев. Обычно тела этих клеток малы, а их ядра богаты хроматином, но некоторые из них могут достигать размеров двигательных нейронов, и тогда гистологическое распознавание их крайне затруднительно.

ГАНГЛИИ

Ганглии снабжены большим количеством трахей и содержат *нейроглию*, служащую опорной тканью. В последней различают *эпителиальные клетки глии*, образующие наружный слой и дающие отростки внутрь узла, и *центральные клетки глии*, которые расположены внутри ганглия, а отростки их расходятся во всех направлениях (Вебер, 1933).

В каждом ганглии находятся: 1) моторные нейроны с дендритами, аксонами и коллатералями; 2) аксоны чувствительных нейронов, расположенных на периферии тела; 3) ассоциативные нейроны, образующие поперечные комиссуры или соединяющие чувствительные и двигательные нервные волокна одноименной стороны; 4) ассоциативные нейроны, лежащие в боковой части узла и образующие продольные коннективы; 5) нейроны непарного брюшного нерва, выходящего из подглоточных и сегментарных ганглиев и дающего ответвления к дыхальцам (Уигглсуорз).

НЕРВЫ

Каждый нерв начинается двумя корешками: спинным двигательным и брюшным чувствительным. Сдавливание спинного корешка у *Dytiscus* вызывает паралич без потери чувствительности, а сдавливание брюшного корешка приводит к потере чувствительности, но без явлений паралича (Бинэ, 1894). У жесткокрылых, крылья которых не функционируют (*Blaps*, *Timarcha* и *Carabus auratus*), иннервирующий крыло нерв, выходящий из второго грудного ганглия, атрофирован, тогда как его чувствительный корешок сохраняется.

ОБЩАЯ АНАТОМИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Теоретически в каждом сегменте тела насекомых находится пара ганглиев с комиссурами и коннективами, однако в действительности у них часто обнаруживается более или менее четко выраженное слияние отдельных ганглиев. Наиболее примитивное строение нервной системы наблюдается у *Machilis*, но и у этого насекомого происходит слияние последних брюшных ганглиев. У высших же насекомых первая пара брюшных ганглиев сливается с парой заднегрудных. У высших двукрылых грудные ганглии образуют одну сплошную массу, а у полужесткокрылых срастаются все грудные и брюшные ганглии. Ганглии мандибулярных, максиллярных и губных сегментов образуют подглоточный ганглий, от которого отходят нервы к соответствующим придаткам. Подглоточный ганглий соединяется коннективами (окологлоточное кольцо) с надглоточными ганглиями или мозгом.

Головной мозг состоит из *протоцеребрума*—наиболее развитой части мозга, иннервирующей сложные глаза и простые глазки (ocelli), *дейтоцеребрума*, иннервирующего антенны, и *тритоцеребрума*, образующегося из двух долей, соединенных с дорзальными участками дейтоцеребрума; от него отходят нервы к верхней губе и передней части кишечника.

В головном мозге почти совершенно отсутствуют двигательные нейроны (за исключением нескольких клеток, связанных с антеннами и, быть может, регулирующих перемещения пигмента в глазах); почти вся масса его состоит из ассоциативных нейронов. Как и в других ганглиях, ассоциативные нейроны располагаются главным образом у поверхности, но в протоцеребруме, кроме того, существуют группы ассоциативных нейронов, образующие центральное тело, грибовидные тела и т. д., к которым сходятся нервные волокна. Насекомые с более сложными формами поведения обладают более крупным мозгом. У *Dytiscus* объем его составляет $^1/_{4200}$ объема тела; у *Ichneumon*—$^1/_{400}$; у *Formica*—$^1/_{280}$; у *Apis*—$^1/_{174}$ (Маршаль, 1906). Группы ганглионарных клеток наиболее обширны у общественных насекомых: у пчелы размер грибовидных тел равен $^1/_5$ размера мозга. У муравьев рабочих они очень велики и составляют $^1/_2$ мозга. Грибовидные тела маток значительно мельче и особенно малы у самцов, несмотря на то, что последние гораздо крупнее муравьев рабочих.

Предполагают, что у насекомых этот участок мозга является центром «психической деятельности» (Маршаль, 1906; Уигглсуорз).

НЕРВНОЕ ВОЗБУЖДЕНИЕ

Нервное возбуждение проявляется в ряде быстрых изменений потенциала, обусловливающихся, повидимому, серией последовательных процессов поляризации и деполяризации, которые волнообразно распространяются вдоль нерва. Ряд подобных волн быстро перемещается вдоль

двигательных нервов, причем в начале сокращения мышцы они более многочисленны, чем в конце (Эдриан, 1931). Прохождение импульсов по разным аксонам часто синхронизировано, как, например, в изолированной нервной цепочке *Dytiscus*, в которой происходят ритмические изменения потенциала, соответствующие частоте дыхательных движений (Эдриан, 1931). Нейроны глаз того же насекомого на внезапное световое раздражение отвечают синхронными разрядами (20—40 в 1 сек.). Наиболее активные нейроны стимулируют друг друга до полной синхронизации (Эдриан, 1937). Однако возможно и нарушение связей между нейронами, так как последние соединены друг с другом лишь соприкасающимися концевыми разветвлениями, образующими *синапсы*. У позвоночных животных нервный импульс, повидимому, не проходит через синапсы, а передается из клетки в клетку гуморальным путем; возбужденный нейрон выделяет вещество (адреналин, ацетилхолин), раздражающее разветвления следующего нейрона. Предполагают, что и у насекомых передача возбуждения осуществляется подобным же образом. Действительно, из тела *Tenebrio* можно выделить кристаллизующееся вещество, обладающее всеми свойствами адреналина (Вернер, 1938). В мозге пчелы содержатся ацетилхолин и холинэстераза; ацетилхолин находится также в гемолимфе жужелицы. В ганглиях нервной цепочки насекомых многих видов также содержатся ацетилхолин (Кортеджиани и Серфати, 1939) и холинэстераза; например, в ганглиях *Melanoplus* количество этих веществ в 10 раз больше, чем в мышцах (Минс, 1942).

Однако эти данные отнюдь не доказывают, что передача возбуждения осуществляется путем действия адреналина или холина. Для подтверждения этого предположения необходимо установить четыре факта: 1) наличие в тканях неактивного ацетилхолина, экстрагирующегося кислотами; 2) наличие холинэстеразы; 3) большую чувствительность тканей к ацетилхолину; 4) стимулирующее действие эзерина. Два последних факта до настоящего времени не установлены, и, кроме того, членистоногие, повидимому, вообще мало чувствительны к ацетилхолину (Бак, 1947). Однако *Periplaneta americana* весьма чувствителен к действию веществ, антагонистичных холинэстеразе, как, например, физостигмин, и совершенно не чувствителен к веществам, тормозящим действие ацетилхолина, как, например, атропин, скополамин и кураре. Следовательно, холинэстераза, повидимому, играет некоторую роль в организме насекомых, а ацетилхолин не является медиатором (Рёдер, 1948).

У таракана удается различить два типа проведения возбуждения, так как его церкальный нерв состоит из волокон двух видов. Одни из них проходят через первый брюшной ганглий, не прерываясь, другие заканчиваются в нем разветвлениями, связанными при помощи синапсов с волокнами, идущими к церкам (Бинэ, 1894). Электрическое или звуковое раздражение церков вызывает двойную реакцию: в «непрерывающихся» нервных волокнах возникает слабое возбуждение, не выходящее за пределы данной стороны тела и прекращающееся вместе с прекращением раздражения; в волокнах же, заканчивающихся синапсами, напротив, происходят резкие изменения потенциала, распространяющиеся до головного конца тела.

Если частота раздражений будет выше пороговой, а сила этих раздражений максимальной, то наступает утомление синапсов и они перестают реагировать на раздражение церков, отвечая лишь на непосредственное раздражение.

Если же частота раздражений низка (25 в 1 сек.) и сила их не достигает максимума, то ответная реакция через некоторое время также исчезает, но ее вновь можно вызвать увеличением интенсивности (вовлекается большое число синапсов) или частоты раздражения (Памфрей и Роудон-Смит, 1937).

ПЕРЕДАЧА ВОЗБУЖДЕНИЯ

Передача возбуждения по коннективам. Перерезка коннектив не вызывает паралича в участках тела, находящихся выше и ниже места перерезки; нарушается лишь координация движений. Например, сверчок, у которого прервана связь между мозговыми и грудными центрами, начинает грызть кусочек хлеба, в то время как его конечности продолжают совершать поступательные движения, и насекомое принуждено перекувырнуться (Ерзен, 1857).

Передача возбуждения по комиссурам. Подобное проведение возбуждения осуществляется при помощи нервных волокон, связывающих два парных ганглия, или волокон, приходящих с противоположной стороны, соединяющихся в коннективах и переходящих в следующий сегмент. Наличие этой связи проявляется при перерезке одной коннективы между первой и второй парами ног; при этой операции не происходит полного разобщения между головой и конечностями поврежденной стороны тела, которое наблюдается у позвоночных животных при частичной перерезке спинного мозга. У насекомых в таком случае лишь несколько замедляется проведение возбуждения. Если, например, зажать пинцетом антенны какого-нибудь прямокрылого с перерезанными коннективами между первой и второй парами ног, то оно пытается защищаться третьей парой ног (сначала конечностью не поврежденной, а затем и поврежденной стороны).

РЕФЛЕКСЫ

Рефлексом называется сокращение мышцы, происходящее в ответ на возбуждение чувствительного нейрона. При проведении возбуждения двигательным нейронам промежуточным звеном являются ассоциативные нейроны. В наиболее простом случае в этот процесс вовлекается весьма ограниченное число нейронов, но обычно в нем участвуют и центры координации, стимуляции, торможения и т. д.

Простой рефлекс. Для осуществления простого рефлекса необходимо наличие только одного ганглия, который является *рефлекторным центром.* Можно привести множество примеров подобных рефлексов. Так, конечность *Periplaneta*, полностью отделенная от тела, но связанная с кусочком груди, в котором сохранился ганглий, производит ходильные движения при механическом раздражении ее лапки (Тен-Кате, 1928); изолированные задние сегменты брюшка пчелы при местном раздражении их выпускают жало (Бетэ, 1897); в подобных же условиях из брюшка гусеницы выделяются экскременты (Копец, 1912). В ответ на прикосновение к яйцекладу последних сегментов брюшка *Bombyx mori*, отделенных от тела, происходит откладка яиц (Мак-Крэккен, 1907). Наконец, прикосновение кончика пинцета к коже гусеницы вызывает (через 10—30 сек.) местное понижение тонуса, причем рефлекторным центром в данном случае является соответствующий сегментарный ганглий (Гольст, 1934).

Сложный рефлекс. Сложный рефлекс, или вернее серия координированных рефлексов, представляет собой движения, производимые насекомым для очистки различных придатков тела, и главным образом антенн. Эти рефлекторные движения общеизвестны и заключаются в сложных движениях головы, антенн и ног, направленных к тому, чтобы антенны оказались под лапками, иногда в специальных желобках, снабженных волосками, при помощи которых антенны тщательно очищаются. Весь этот ряд сложных действий совершается чисто автоматически, так как они наблюдаются даже

у обезглавленных насекомых (Шиманский, 1918). Если у таракана раздражать антенну, одновременно подставляя ему антенну другой особи, то он начинает очищать подставленную ему антенну (Гоффман, 1933).

При изучении сложных рефлексов насекомых обнаруживается, что они подчиняются законам, давно установленным для позвоночных животных. Если прикоснуться иглой к антенне таракана, то он отдергивает антенну, иначе говоря, происходит сокращение мышц, иннервируемых волокнами, выходящими из ганглия той же стороны тела, с которой производилось раздражение (закон односторонности). При более слабом раздражении, например при помощи волоска, насекомое начинает очищать антенну ножкой одноименной стороны тела (*Forficula*—Вейраух, 1929). Однако при более длительном и энергичном раздражении насекомое начинает чистить антенну не одной, а обеими передними ногами. Это означает, что возбуждение перешло на симметричный нерв (закон симметрии; Гоффман, 1933). У уховертки защемление антенны пинцетом вызывает поднимание брюшка и раскрывание щипцеобразных церков (закон иррадиации). Если продолжать сжимать антенну, то движения становятся беспорядочными и в них вовлекается все тело насекомого (закон генерализации).

В большинстве случаев в рефлекторных движениях насекомых участвует несколько ганглиев: например, движения, при помощи которых положенная на спину гусеница переворачивается, или «ощупывание», которое она производит передним концом тела при отрыве грудных ног от субстрата (Копец, 1912). Во время кладки яиц у *Bombyx mori* главную роль, конечно, играет последний брюшной ганглий, но и остальные ганглии принимают участие в этом акте, например регулируя положение тела и т. д. (Мак-Крэккен, 1907).

ТОРМОЖЕНИЕ

У насекомых, так же как и у позвоночных животных, существуют центры торможения, возбуждение которых вызывает повышение порога рефлекторной реакции. Например, ритмическое движение жабер у личинок *Cloëon* регулируется центром торможения второго грудного сегмента (Альвердес, 1926). Подглоточные ганглии оказывают иногда тормозящее, а иногда стимулирующее действие.

Прекрасным примером процесса торможения, несомненно, вызываемого раздражением органов чувств, центр которого, однако, неизвестен, служат многочисленные явления стерео- и тигмотаксисов. Давно известно, что в узких трещинах или расселинах насекомые многих видов сохраняют полную неподвижность.

Подобное поведение ни в коей мере не объясняется влиянием темноты, так как бабочка *Amphipyra*, скрывающаяся обычно в темных трещинах, ведет себя так же и между двумя стеклянными пластинками.

В данном случае, очевидно, дело идет о процессе торможения, возбуждаемом тактильными раздражениями. Например, вошь *Haematopinus*, находящаяся в непрерывном движении на гладкой поверхности, застывает в неподвижности на шероховатой (Вебер, 1929).

Уховертки (*Forficula*) становятся неподвижными, если большое число их кожных рецепторов соприкасается с каким-либо плотным субстратом, и вывести их из этого состояния можно лишь при помощи очень энергичного раздражения; даже яркий свет, которого они обычно избегают, в этом случае не оказывает никакого действия (Вейраух, 1929). Подобным же образом ведет себя и клоп *Cimex* (Ривней, 1932). У мух и тараканов рецепторы, раздражение которых вызывает торможение, находятся на лапках; если во время полета этих насекомых прикоснуться кусочком ваты к их лапке, движения

крыльев мгновенно прекращаются (см. ниже); таким же образом можно остановить плавательные движения у личинок *Aeschna* и переворачивание положенных на спину гусениц или навозных жуков (Тоннер, 1935; Будденброк, 1937).

Во всех случаях торможение исчезает при прекращении контакта с субстратом. При изучении состояний рефлекторной неподвижности было установлено, что внезапное соприкосновение с каким-нибудь упругим телом, наоборот, вызывает генерализацию процессов торможения.

Рефлекторная неподвижность (танатоз, каталепсия). Многие насекомые, как правило, во время сна совершенно неподвижны, но это состояние прекращается при малейшем раздражении. Рефлекторная неподвижность представляет собой совершенно иное явление. Оно наблюдается у *Carausius*, с силой брошенного на землю; при этом конечности насекомого вытягиваются вдоль тела и оно застывает в полной неподвижности. Некоторые авторы (Рабо, 1919) считают эту реакцию настоящим рефлексом, вызываемым раздражением вполне определенных рецепторов. Однако она вызывается чрезвычайно различными раздражениями: сжиманием, повторным надавливанием, у уховерток—растягиванием церков (Вейраух, 1929), у *Ranatra*—вращением насекомого между пальцами и т. п. У многих насекомых—жесткокрылых, полужесткокрылых, гусениц—это состояние наступает при потере контакта с субстратом (в противоположность описанным выше случаям). У *Triatoma* танатоз наступает без видимых причин во время процесса питания. У водомерки (*Gerris*) он возникает либо также самопроизвольно, либо при давлении на лапку (Гоффман, 1933). Свертывание некоторых гусениц в шарик и принимание особых поз (*Geometridae*) также можно отнести к явлению танатоза (Шиманский, 1918). Состояние рефлекторной неподвижности специально изучалось на *Carausius morosus*; в этом состоянии у насекомого исчезают или тормозятся почти все рефлекторные движения, только лапка еще может зажать объект, прикасающийся к ее нижней поверхности (Штейнигер, 1936). Чувствительность насекомого понижается, и мышцы находятся в состоянии тонического сокращения, причем токи действия, наблюдаемые в них при тетанусе, отсутствуют и газовый обмен прекращается. Центр, управляющий каталепсией у палочника, очевидно, находится в мозговых ганглиях, так как при перерезке тела насекомого на уровне между первой и второй парами ног лишь передняя часть тела остается в состоянии рефлекторной неподвижности; такой же результат дает и перерезка нервной цепочки. Удаление грибовидных тел не оказывает никакого действия, тогда как при удалении центральных тел, а также при наркозе каталепсия тотчас же прекращается (Штейнигер, 1936).

Добавим, что у *Ranatra*, нервная цепочка которого перерезана между первым и вторым грудными ганглиями, можно вызвать состояние каталепсии, но оно крайне непродолжительно и захватывает только заднюю часть тела. Обезглавленное насекомое иммобилизуется лишь на несколько минут. Голодание и повышенная температура укорачивают продолжительность этого состояния, а низкая температура удлиняет его. При многочисленных повторных раздражениях каталептическое состояние у *Carausius* становится все менее и менее длительным, и, наконец, насекомое совершенно перестает на них реагировать.

Индивидуальные различия в проявлении рефлекторной неподвижности, тот факт, что некоторые особи *Carausius* сначала пытаются уклониться от прикасающегося к ним пальца экспериментатора и только несколько секунд спустя впадают в каталептическое состояние, и, наконец, крайнее разнообразие характера и интенсивности вызывающих это состояние раздражений вынуждают некоторых исследователей сомневаться в рефлекторной

природе этого явления и заставляют считать его настоящим инстинктом, выработанным как защитное средство от нападения хищников (Томас, 1934).

Каталепсию *Carausius* можно сравнить с подобным же состоянием у человека; та же нечувствительность к раздражению, такое же отсутствие утомляемости и такая же восковая гибкость (flexibilitas cerea) членов, позволяющая придать им любое, самое неестественное положение (Шмидт).

Автотомия. У насекомых многих видов (*Orthoptera*—Мегузар; *Phasmida*—Годельман; *Agrionidae*—Чайлд и Юнг) в ответ на различные раздражения (давление, натяжение, травма) могут самопроизвольно отделяться различные придатки тела. Чаще всего происходит отделение конечностей и лишь в исключительных случаях крыльев (факт, который нам удалось наблюдать у *Gryllulus domesticus*). Автотомия, в частности у *Phasmida*, осуществляется при помощи ряда сложных мышечных и гиподермальных образований; остановка кровотечения часто обусловливается наличием особой сократимой мембраны (Годельман). У *Phasmida* отделение конечностей происходит тем быстрее, чем ближе к основанию конечности место раздражения; автотомия наблюдается и у обезглавленных насекомых (Вордаж, 1905; Контжан, 1899). Иногда в этом явлении участвуют более сложные процессы: привязывание крабов и кузнечиков за одну ногу не вызывает у них автотомии конечности, которая наступает лишь при наличии подлинной опасности (автотомия, связанная с избеганием насекомым опасности—Пьерон, 1907).

К явлению автотомии можно также отнести любопытный рефлекс *самокалечения*, т. е. отгрызание конечностей, в ответ на их раздражение. Этот рефлекс проявляется особенно четко у *Phaneroptera*, которых можно заставить отделить все конечности, причем передние удаляются путем самокалечения, а задние—путем автотомии (Рабо, 1919; Пьерон, 1907).

УСИЛИВАЮЩИЕ МЕХАНИЗМЫ (ДИНАМОГЕНИЯ)

У насекомых также существуют центры усиливающего действия, которые снижают порог ответной реакции; так, например, активное движение жабер у личинки поденки *Cloëon* зависит от деятельности усиливающего центра, расположенного в шестом брюшном сегменте. Органы чувств, несомненно, также оказывают усиливающее действие, и поэтому их иногда называют *стимуляторными органами*. Рецепторы, вызывающие возбуждение усиливающих центров, расположены в сложных глазах, простых глазках и усиках.

Сложные глаза. Если глаза бражника *Macroglossa stellatarum* покрыть лаком, то насекомое мгновенно складывает крылья и опускает антенны; при полете в помещении с электрическим освещением насекомое при выключении света падает на пол (Кеннель и Еггерс, 1933). Мы установили, что особи саранчевых (*Dociostaurus*), глаза которых покрыты лаком, остаются почти неподвижными среди перемещающейся стаи. Тот факт, что многие дневные бабочки, как, например, *Erebia*, могут летать лишь при ярком солнечном свете, часто также объясняют влиянием света на светочувствительные органы (Бозлер, 1925). Однако в данном случае не исключена возможность и теплового влияния солнечного света на насекомое (см. ниже). Бабочка *Larentia truncata* в ответ на звуковое раздражение взлетает, если она находится на светлом субстрате, и почти совершенно не реагирует на него на темном (Кеннель и Еггерс, 1933). У *Periplaneta* освещение также, повидимому, сильно понижает порог реакций на различные раздражения (Брехер, 1929).

Простые глазки. Эти образования, безусловно, являются типичными стимуляторными органами; при их наличии сложные глаза способны реагировать на более слабые световые раздражения. Нормальные дрозофилы при внезапном освещении начинают двигаться после латентного периода в 4 сек., а особи с глазками, покрытыми лаком,—только через 5 сек.; при помещении в темноту активность понижается быстрее у особей с нормальными глазками (Бозлер, 1925). Пчелы обычно быстро движутся по направлению к свету, если же их глазки покрыты лаком, то движение насекомых замедляется. При наличии двух источников света различной интенсивности нормальные пчелы всегда направляются к более яркому источнику света, но если у них покрыть лаком дорзальный и один из боковых глазков, то насекомое неизменно летит по направлению к источнику света, находящемуся со стороны здорового глазка, даже если интенсивнось этого источника значительно слабее.

Зрительные доли мозга, соответствующие здоровому глазку, всегда находятся в состоянии более сильного возбуждения (Мэллер, 1931).

Антенны. У клопа хищнеца *Rhodnius* антенны являются стимуляторными органами, так как при их удалении насекомое становится почти совершенно неподвижным (Уигглсуорз, 1934).

РЕГУЛЯЦИЯ РЕФЛЕКСОВ

Если какие-либо причины мешают осуществлению рефлекса, то насекомое производит аналогичные, но не идентичные движения; например, если таракану помешать чистить антенну, то он начинает очищать ногу. При удалении передних конечностей, обычно используемых для этого процесса, то же самое движение производится следующей парой ног (Гоффман, 1933). Плавательные движения *Dytiscus* осуществляются работой задних ног; после их удаления насекомое продолжает плыть при помощи средних или передних конечностей или даже средней конечности одной стороны тела и передней—другой стороны (Бетэ и Войтас, 1930). Подобная регуляция, сохраняющаяся даже у обезглавленного насекомого, при ходьбе значительно сложнее. Кроме того, рефлексы, наблюдаемые в естественных условиях, обладают некоторой степенью пластичности; одни из представителей *Cerambycidae* обычно чистят свои антенны ногами, другие—ротовыми придатками; некоторые особи могут производить этот процесс то одним, то другим способом (Шиманский, 1918). Подобным же образом муравьи (Юнг, 1937) и личинки *Neuronia*, обычно строящие свои трубочки из кусочков листьев, ведут себя совершенно иначе, если в их распоряжении оказывается песок или сосновая хвоя или если у них удаляют первую или вторую пару конечностей (Фенкхаузер и Рейк, 1935). Однако приводимые нами примеры относятся скорее к области инстинктов, механизм регуляции которых иногда чрезвычайно сложен для истолкования.

ДЕЙСТВИЕ ФАРМАКОДИНАМИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ

У *Periplaneta americana* и *Mantis religiosa* стрихнин ослабляет рефлекторные реакции, а в массивных дозах вызывает остановку движений; пилокарпин и эзерин стимулируют движения ротовых члеников и антенн и вызывают появление спазматических сокращений.

Действие пилокарпина снимается под влиянием атропина. Приведенные факты позволяют провести аналогию между нервной системой насекомых и парасимпатической системой позвоночных (Рёдер, 1939).

ФУНКЦИИ ПОДГЛОТОЧНОГО ГАНГЛИЯ

Подглоточный ганглий в основном иннервирует ротовые придатки, но может принимать участие и в регуляции общего поведения насекомого. В течение долгого времени считали, что в подглоточном ганглии находится центр, управляющий ходьбой; однако это не соответствует действительности, так как последний процесс совершается и при удалении этого ганглия (Бетэ, 1897). У большинства видов насекомых он является центром усиливающего действия и, в частности, антагонистичен влиянию грудных ганглиев. Так, например, движения обезглавленных богомолов очень вялы, однако если у них удаляют только мозг, сохраняя подглоточный ганглий, то насекомые, наоборот, становятся весьма активными и движутся, не останавливаясь, в течение чрезвычайно длительного времени. Подобная же функция подглоточного ганглия наблюдается у *Carausius* и у гусениц (Ланг, 1932; Копец, 1912; Полиманти, 1907).

Однако на копулятивный рефлекс подглоточный ганглий оказывает скорее тормозящее влияние, так как при удалении его половая активность самцов богомолов значительно возрастает (Рёдер, 1935).

ФУНКЦИЯ МОЗГОВЫХ ГАНГЛИЕВ

Тормозящее действие. Мозг регулирует рефлекторные реакции всего тела в соответствии с импульсами, поступающими от органов чувств. У богомолов он тормозит локомоторную активность и антагонистическое действие подглоточного ганглия. Однако при отсутствии мозга богомолы не способны совершать понятные движения (Рёдер, 1937).

У водолюба (*Hydrophilus*) и у личинок жука рогача (*Lucanus*) удаление мозга чрезвычайно активизирует все рефлекторные реакции (Сассе, 1912), которые в этом случае возникают даже в ответ на стимулы, подпороговые для нормального насекомого: движения чистки придатков могут продолжаться часами без остановки.

Лишенные мозга стрекозы не могут передвигаться, так как они не в состоянии подавить рефлекторное хватание за субстрат, обычно тормозящееся мозгом (Икскюлл, 1908).

Самки комара *Tipula*, не откладывающие яиц в течение нескольких дней вследствие неблагоприятных условий, при удалении мозга мгновенно приступают к этому акту (Боденгеймер, 1924). У обезглавленной самки *Bombyx mori* надавливанием на конец брюшка можно вызвать многократно повторяющееся рефлекторное откладывание яиц, причем эти специфические движения продолжаются и после того, как отложены уже все яйца. При наличии мозга этот процесс тормозится до момента копуляции и надавливание на конец брюшка не вызывает рефлекторного откладывания яиц. Подобным же образом происходит рефлекторное выдвигание жала у пчел.

Регуляция тонуса. Мозг регулирует также *мышечный тонус* насекомого. Последний сохраняется на определенном уровне под влиянием сегментарных ганглиев, но каждая половина мозга управляет мышцами соответствующей половины тела. При удалении половины мозга понижается мышечный тонус пораженной стороны и тело насекомого изгибается в эту же сторону (Альвердес, 1925; Бетэ, 1897; Матула, 1911; Рёдер, 1937). Насекомое начинает производить круговые манежные движения, поворачиваясь в сторону неповрежденной половины мозга. У *Dytiscus* манежные движения, вызванные уколом в мозг, могут продолжаться в течение нескольких месяцев (Бинэ, 1894). У жужелиц и муравьев к такому же результату приводит

накладывание цианистого калия на одну половину мозга. Обсуждением механизма манежных движений мы займемся несколько позже.

Некоторые авторы считают, что возникновение подобных движений обусловливается увеличением тонуса с неповрежденной стороны тела, в частности в мышцах-сгибателях, за счет которых и происходит изгибание тела насекомого в сторону неповрежденной стороны тела.

Однако у *Dytiscus*, *Carabus* и нимф *Cloëon* не только изменяется тонус одной стороны тела, но нарушается согласованность всех движений. У насекомых многих видов манежные движения продолжаются и после удаления нескольких ног, причем общая координация рефлекторных реакций сохраняется, за исключением направления движений, которые неизменно остаются круговыми. Следовательно, истинной причиной манежных движений, возникающих при повреждении мозга, должна быть сама нервная система, а не мышечный тонус; каждая половина мозга должна управлять движениями соответствующей половины тела. Это заключение, как мы увидим ниже, подтвердилось при изучении манежных движений у насекомых, у которых один глаз покрывали лаком.

СИМПАТИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

В симпатической нервной системе различают 3 отдела.

Стоматогастрическая нервная система. Стоматогастрическая нервная система образуется из впячивания дорзальной части стомодеума, затем сливающегося с мозгом (Наберт, 1913). Она состоит из срединного фронтального ганглия, соединенного двумя коннективами с передней частью мозга. От фронтального ганглия назад отходит *возвратный нерв*, проходящий между мозгом и пищеводом, соединяющийся позади мозга с *гипоцеребральным*, или *затылочным*, ганглием и заканчивающийся в задней части пищевода одиночным или парным *вентрикулярным* ганглием. Стоматогастрическая система иннервирует сердце и переднюю часть кишечника; в ней находятся как чувствительные, так и двигательные нейроны. Отростки двигательных нейронов оканчиваются в дойеровых бугорках, а чувствительные волокна—в биполярных или мультиполярных клетках на поверхности мышц. Считается, что у *Dytiscus* фронтальный ганглий является центром глотательных движений, так как последние прекращаются при его удалении и сохраняются при разрушении мозга или подглоточного ганглия (Маршаль, 1906).

Непарный брюшной нерв. Брюшной нерв отходит от сегментарных и подглоточного ганглиев и дает ветви к дыхальцам. Он хорошо выражен у гусениц и у *Aeschna*, но часто отсутствует, например у *Dytiscus*; в таких случаях дыхальца иннервируются ветвями боковых брюшных нервов.

Хвостовая симпатическая система. Хвостовая симпатическая система иннервирует половые органы и задние участки кишечника и состоит из нервов, выходящих из последнего брюшного ганглия. Следует добавить, что мальпигиевы сосуды, брюшная диафрагма и яичники обладают автономной системой нервных клеток (Рэн, 1939).

ЖЕЛЕЗЫ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

Нервная система и мозг насекомых выделяют гормоны, регулирующие рост, но локализация в них секреторных элементов не всегда известна. В протоцеребруме пчел обнаружены клетки, в цитоплазме которых содер-

жатся капельки, легко окрашиваемые кислым фуксином. Эти и подобные им клетки, найденные у других насекомых, быть может, выполняют секреторную функцию (Вейер, 1935; Шаррер, 1937).

Corpora allata непосредственно связаны с висцеральной нервной системой; они образуются из впячиваний эпидермы мандибулярных и максиллярных сомитов, которые затем отделяются от стенки тела и срастаются с пищеводом; они иннервируются нервом, выходящим из соответствующего мозгового ганглия. У полужесткокрылых corpora allata срастаются вместе. Мы уже упоминали, что эти тела играют роль в процессе линьки, и, как мы увидим дальше, от них зависит развитие половых желез.

Corpora cardiaca могут быть единичными или парными и непосредственно связаны с аортой и с возвратным нервом. Они состоят частью из нервных, честью из секреторных элементов (*Dixippus*—Пфлугфельдер, 1937; *Gryllotalpa*, *Periplaneta*, *Hydrophilus*—де Лерма, 1932—1937).

Corpora allata и cardiaca насекомых как по наличию в них коннектив, так и по сходству свойств, а может быть, и функций нейросекреторных клеток представляют собой систему, аналогичную гипоталамо-гипофизарной системе позвоночных животных (Шаррер и Шаррер).

ДВИЖЕНИЯ И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ

МЫШЦЫ

Мышцы насекомых можно разделить на две группы: 1) наиболее многочисленные *скелетные мышцы* (у гусеницы *Cossus cossus* имеется 4 061 мышца, тогда как у человека 529), прикрепляющиеся к хитиновому покрову, расположение которых изменяется в зависимости от вида насекомого, и 2) круговые и продольные висцеральные мышцы. Последние представляют собой неправильное сплетение анастомозирующих волокон (сердечная мышца), незаметно переходящих в соединительную ткань (стенка яичников).

Эти мышцы в большинстве своем являются поперечнополосатыми, однако в кишечнике можно обнаружить и гладкие мышечные волокна. Миофибриллы могут быть либо тонкими, с неясно выраженной поперечной исчерченностью и толстым слоем *саркоплазмы* (личинки пчел и многих двукрылых), либо более толстыми, но с тонким слоем *саркоплазмы* (майский жук) и, наконец, с крайне редуцированной саркоплазмой, расположенной не как обычно по периферии, а в *центре* миофибриллы (взрослые особи перепончатокрылых и высших двукрылых). В последнем случае мышцы называются *трубчатыми* и фибриллы в них располагаются радиально. У пчел, ос и многих двукрылых непрямая мускулатура крыльев состоит из пучков толстых фибрилл (диаметром 2,5—3 μ), между которыми находятся ядра и округлые тельца—*саркосомы*. Эти мышцы, в отличие от обычных (белых), имеют желтоватый или бурый цвет и называются *фиброзными* или *фибриллярными мышцами*. Они встречаются у насекомых с наиболее сложной структурой поперечнополосатых мышц. При энергичном сокращении мышцы в ней может произойти инверсия дисков и темный диск как бы разделяется на две половины, как при наличии телофрагмы.

Мышцы прикрепляются к кутикуле либо непосредственно, либо при помощи, повидимому хитинизированных, *тонофибрилл*. Образуются ли последние из кутикулы или представляют собой видоизмененные миофибриллы, пока не установлено. Если протяженность тонофибрилл велика, то они образуют связки, но чаще всего мышцы прикрепляются к впячиваниям хитинового покрова. Подходящие к мышцам нервы разделяются на тонкие ветви, проникающие между мышечными волокнами и часто заканчивающиеся в дойеровых бугорках. На разветвлениях нервов встречаются

утолщения различной формы; в дойеровых бугорках часто содержатся ядра *нейрилеммы*. В мышцах насекомых, повидимому, гораздо больше нервных окончаний, чем в мышцах других животных. Авторы ранних работ утверждали, что кураре оказывает такое же действие на нервные окончания насекомых, как и на подобные образования позвоночных (кузнечик, гусеница—Кан, 1916); у некоторых насекомых он вызывает параличи с сохранением рефлекторных реакций. Однако применявшееся в прежние годы вещество было загрязнено примесями различных минеральных солей; очищенный же кураре, очевидно, не оказывает никакого действия на насекомых. Стрихнин вызывает сначала появление конвульсивных движений, а затем паралича.

Мышечные сокращения. Мышцы насекомых на электрические раздражения отвечают сокращением. Так же как и у позвоночных животных, у насекомых при сокращении мышц сначала наступает латентный, или скрытый, период сокращения, продолжительность которого различна, а затем уже сокращение и расслабление мышцы. Расслабление обычно значительно продолжительнее, чем само сокращение, и длительность его, как мы увидим ниже, зависит от температуры (табл. 46).

Таблица 46

СОКРАЩЕНИЕ МЫШЦ У РАЗЛИЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Вид	Продолжительность латентного периода, сек.	Продолжительность сокращения+расслабление, сек.	Автор
Bombyx mori (личинка)	—	5	Маршаль (1910)
» » (взрослое насекомое)	—	0,11	» »
Dytiscus	0,017	0,112	Ролле (1887)
Hydrophilus	0,057	0,350	» »
Locusta viridissima (мышцы прыгательных ног)	0,012	0,10	Кан (1937)
То же	0,013	0,19	Сольф (1931)
Aeschna (мышцы крыльев)	0,15	0,075	Кан (1927)
То же	—	0,12—0,13	Гейдерман (1931)
Лягушка (икроножная мышца)	0,035	0,12—0,14	

Цифры, приведенные в табл. 46, показывают, что продолжительность мышечного сокращения у личинок и взрослых особей *Bombyx mori* совершенно различна. У взрослых она ничтожна, а у личинок довольно значительна и напоминает продолжительность сокращения гладких мышц позвоночных. Сокращение мышцы длится по меньшей мере 5 сек., причем собственно сама фаза сокращения продолжается не больше 0,5 сек., а остальное время занимает фаза расслабления (Патризи, 1892—1893). Мышца *Decticus* после однократного раздражения, так же как и мышца позвоночных, дает двувершинную кривую сокращения, описанную немецкими авторами под названием «носа Функе», по имени автора, впервые отметившего это явление (рис. 35). Предполагают, что наличие двух вершин объясняется различием в скорости сокращения саркоплазмы и миофибрилл.

У насекомых, так же как и у позвоночных, это явление исчезает при повышении температуры.

Форма и продолжительность мышечного сокращения непосредственно связаны с изменением высоты сокращения, какими бы факторами оно ни вызывалось; при каждом уменьшении высоты сокращения увеличивается латентный период. Сокращение фибрилл подчиняется закону «все или

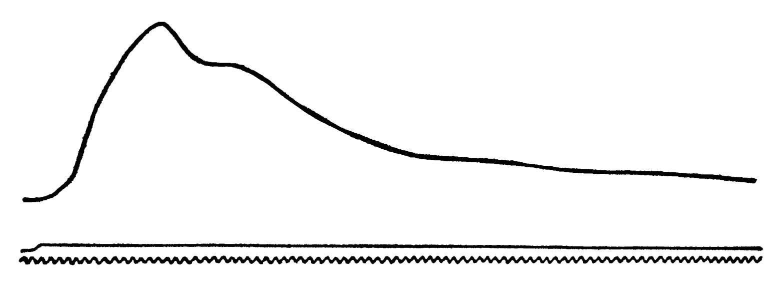


Рис. 35. Кривая сокращения разгибателя *Decticus* при 11° и 50 раздражениях в 1 сек. Объяснение дано в тексте. (Из Сольфа, 1941.)

ничего». Тот факт, что более сильное раздражение вызывает более интенсивное сокращение, объясняется лишь постепенным вовлечением различных групп фибрилл (рис. 36). Таким образом, применяя раздражения возрастающей силы, в сгибателе задней ноги *Decticus* можно обнаружить три группы миофибрилл (Сольф, 1931). Амплитуда сокращения зависит также от постановки опыта и от резистентности самой мышцы; с этой точки зрения, мышечная сила у сгибателя прыгательной ноги *Decticus* значительно больше, чем у разгибателя.

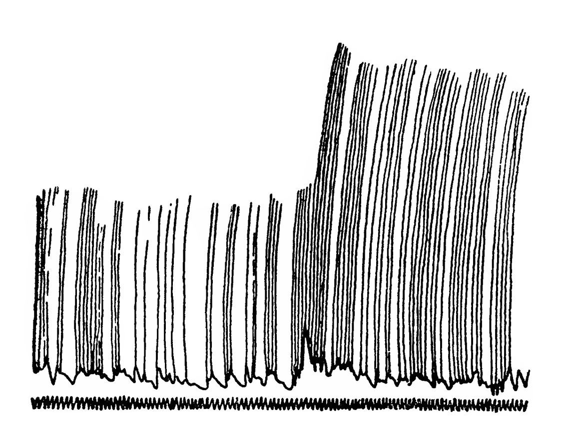


Рис. 36. Сокращение двух различных видов мышечных фибрилл, проявляющееся при утомлении разгибателя *Tettigonia*. (Из Сольфа, 1931.)

В мышцах насекомых волна сокращения передвигается довольно медленно; в мышцах прыгательных ног *Decticus* скорость ее перемещения не превышает 1,5 *м/сек* (Кан, 1916). У жесткокрылых и личинок *Corethra* распространение сокращений в мышце крайне замедленно: оно происходит значительно медленнее, чем, например, в мышце лягушки. У *Bombyx mori* скорость продвижения волны сокращения не превышает 0,54 *м/сек*, однако эти данные нуждаются в подтверждении (Патризи, 1892—1893).

Суммация, тетанус. При повторном раздражении мышцы, находящейся в фазе сокращения, происходит *суммация* и высота сокращения увеличивается; это явление особенно четко наблюдается на довольно медленно сокращающихся мышцах *Hydrophilus* и *Dytiscus* (Ролле, 1884).

Подпороговые раздражения частотой 20 имп/сек сначала не оказывают никакого влияния на грудные мышцы *Aeschna*, а затем при продолжительном действии вызывают появление в них сокращений, все более и более отчетливых при каждом новом раздражении. Наконец, при достаточно высокой частоте раздражений возникает *тетанус*. Как правило, в мышцах

насекомых тетанус появляется при довольно низкой частоте раздражений, например в мышцах задней ноги *Locusta* при 15—20 имп/сек (Кан, 1916).

ЧАСТОТА РАЗДРАЖЕНИЙ В 1 СЕК., ВЫЗЫВАЮЩАЯ ТЕТАНУС

Мышца лягушки	18—20
» личинки *Bombyx mori*	10
» взрослого » »	30—35
» ноги *Locusta*	15—20
» » *Dytiscus*	50
» груди *Aeschna*	45
» ноги *Decticus*	36—50
» груди »	100

При тетанических сокращениях мышца очень быстро утомляется, но так же быстро и восстанавливается. При длительном тетанусе иногда наблюдается явление так называемого *ритмического тетануса* (*Decticus*, *Dytiscus*,

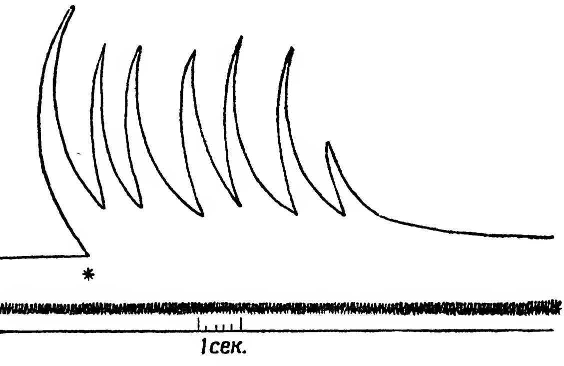


Рис. 37. Ритмический тетанус разгибателя задней ноги *Tettigonia*. (Из Кана, 1916.)

Hydrophilus и *Crustacea*); у *Decticus* он наступает при 50, 100 и 500 раздражениях в 1 сек. Ритмический тетанус (рис. 37) представляет собой ряд высоких и медленных сокращений; толкование этого явления крайне затруднительно. У насекомых оно наблюдается только в мышцах, находящихся в плохом физиологическом состоянии (Сольф, 1931; Лефевр, 1899—1900; Шёнлейн).

Частота раздражений и хронаксия. Известно, что у насекомых взмахи крыльев могут происходить с фантастической быстротой, порядка 400 взмахов в 1 сек. Даже стрекозы (*Aeschna*) производят 28 взмахов крыла в 1 сек. Однако ни одна мышца насекомых не способна сокращаться с такой быстротой. Следовательно, приходится предположить, хотя и без достаточных доказательств, что взмахи крыльев обусловливаются неполным или прерывистым тетанусом мышц (Гейдерман, 1931). Во всяком случае, известно, что частота раздражений, вызывающая тетанус для мышц крыльев, должна быть выше, чем для других мышц.

Измерение *хронаксии* является наиболее адэкватным методом определения быстроты реакции мышцы. Известно, что при бесконечно длительном раздражении мышцы электрическим током последняя сокращается только в том случае, если импульсы достигают определенной интенсивности (реобаза). При увеличении интенсивности раздражения его продолжительность может быть уменьшена, т. е., иначе говоря, хронаксия—это продолжительность (в $\sigma = {}^1/_{1000}$ сек.) раздражения, способного вызвать реакцию мышцы, причем интенсивность его вдвое больше реобазы.

ХРОНАКСИЯ РАЗЛИЧНЫХ МЫШЦ
(по Фредерику, 1928)

Бицепс человека		0,15
Икроножная мышца лягушки		0,3
Мышцы личинки *Chironomus*		10
»	взрослого насекомого *Chironomus*	1
»	крыльев *Calopteryx*	0,48—0,72
»	» *Bombus*	0,72
»	» *Calliphora*	0,8—4,12

Из приведенных цифр видно, что мышцы насекомых реагируют медленнее, чем икроножная мышца лягушки. Следовательно, можно предположить, что движения крыльев насекомого осуществляются посредством какого-то промежуточного механизма, однако для подтверждения этой гипотезы необходимо обнаружение соответствующих анатомических образований.

Тонус и контрактура. Мышцы могут находиться в состоянии длительного, или тонического, сокращения, которое не сопровождается повышением их обмена и позволяет членам тела сохранять иногда крайне необычные положения, как, например, «каталептические» позы *Carausius* (Будденброк, 1920). Сохранение этого особого состояния зависит от целостности нервов и органов чувств. Во время каталепсии распространение волн тока действия (небольшой амплитуды) наблюдается лишь в отдельных мышечных волокнах, причем они резко отличаются от широких и быстрых волн тока действия, появляющихся при рефлекторных сокращениях (Рижлан, 1932).

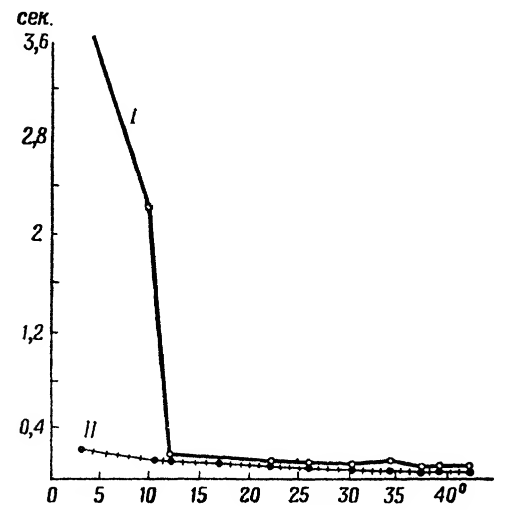


Рис. 38. Зависимость продолжительности фаз сокращения и расслабления сгибателя *Decticus* от температуры.
I—расслабление; *II*—сокращение.
(Из Сольфа, 1931.)

Влияние температуры. У одного и того же насекомого мышцы могут различным образом реагировать на изменение температуры. Сгибатели и разгибатели задней ноги *Tettigonia viridissima* ведут себя совершенно различно. Например, высота сокращения последних при повышении температуры увеличивается, тогда как продолжительность латентного периода и фазы сокращения уменьшается. Мышцы лягушки реагируют подобным же образом, с той разницей что при 10,5° и ниже высота сокращений вновь возрастает. Влияние столь низкой температуры на мышцы *Tettigonia* не исследовалось, однако при подобной температуре насекомое становится совершенно неподвижным. Высота и продолжительность сокращения сгибателей, наоборот, уменьшаются при повышении температуры и увеличиваются при ее понижении (Кан, 1916). Действие температуры на мышцы задних ног *Decticus* очень сложно; общая продолжительность сокращения остается почти неизменной и меняется лишь длительность фазы расслабления и латентного периода; у сгибателей продолжительность обеих названных фаз быстро уменьшается с понижением температуры до 10—15°, а затем остается почти постоянной (рис. 38 и 39).

У *Anacridium* (*Cyrthacanthacris*) *aegyptium* изменение температуры почти не влияет на сокращение мышц (рис. 38 и 39), но способность к суммации, чрезвычайно высокая у данного насекомого, при повышении температуры уменьшается (Сольф, 1931; Кремер, 1934).

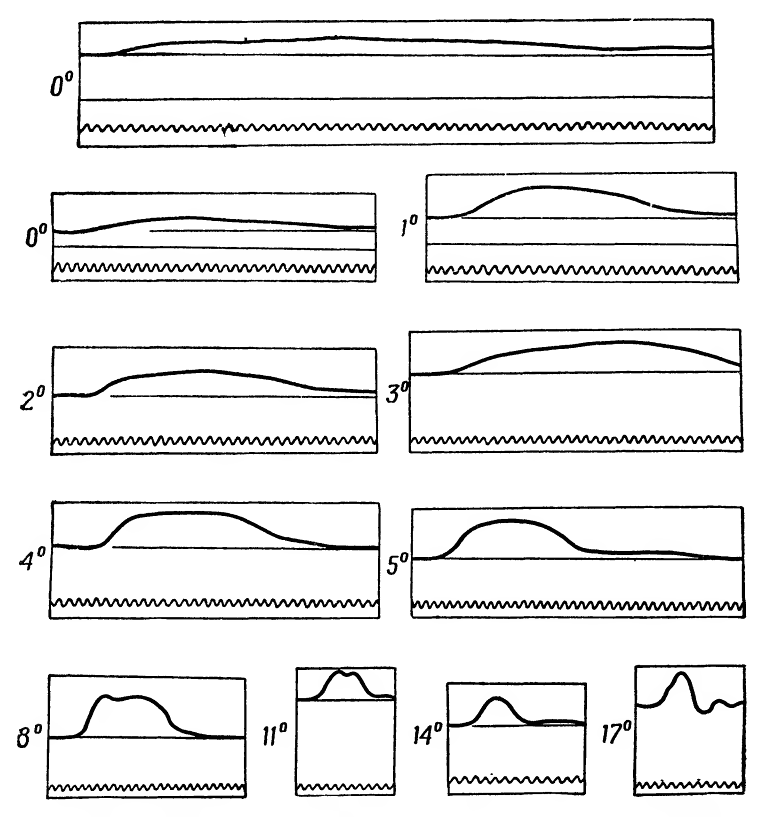


Рис. 39. Кривые сокращения разгибателя задней ноги *Decticus* в зависимости от температуры. (Из Сольфа, 1931.)

Утомление мышц. Высота сокращения мышцы уменьшается при утомлении последней. Однако мышцы насекомых почти не утомляемы; в разгибателях *Decticus* утомление наступает лишь после 1 000—1 300 сокращений, а в сгибателях—еще позже. Разгибатели *Anacridium* утомляются лишь после 4 000 сокращений (Сольф, 1931). У *Dytiscus* утомляемость мышц связана скорее с частотой, чем с числом раздражений, и при соответствующем ритме (одно раздражение в 1 сек.) наблюдается относительная неутомляемость мышцы. Уменьшение высоты сокращения—наиболее яркий признак утомления—наступает вместе с увеличением резистентности мышцы (Крёмер, 1932).

В неутомленной мышце фаза расслабления длится дольше, чем фаза сокращения, тогда как в утомленной мышце проявляется обратное соотношение (*Decticus*—Сольф, 1931).

Химический анализ мышечного сокращения. Хотя о химизме мышечного сокращения у насекомых мы не обладаем таким количеством данных, как относительно химизма сокращения мышц позвоночных животных, все же можно считать установленным, что у обеих названных групп животных этот процесс протекает в основном одинаково.

При сокращении мышц насекомых также образуется молочная кислота; в мышцах крыльев *Aeschna* в состоянии покоя содержится 0,283% молочной кислоты (величина, весьма близкая к цифрам, полученным на позвоночных), а при возбуждении—0,373% (Шютце, 1932). Как и у многих беспозвоночных, у насекомых фосфагеном, т. е. веществом, экзотермический распад которого служит энергетической базой мышечного сокращения, является аргининфосфорная кислота (*Aeschna*, личинки *Lucilia* и *Calliphora*—Болдуин и Нидхэм, 1933), а не креатинфосфорная кислота, как у позвоночных. После 20 час. покоя в тканях *Aeschna* и *Dytiscus* 50—70% всего неорганического фосфора находится в виде аргининфосфорной кислоты. В организме личинок содержание этой кислоты ниже, но оно возрастает по мере приближения последних ко взрослому состоянию (Шютце, 1932). Количество гексозофосфата и аденилпирофосфата примерно такое же, как и у позвоночных. У *Deilephila* содержание аденилпирофосфата значительно выше в организме взрослых особей, чем у гусениц (Геллер, 1936).

Мышечная сила. Уже давно отмечали, что насекомые способны поднимать груз, во много раз превышающий вес их тела, и на этом основании заключали, что они гораздо сильнее человека и других позвоночных. Однако это утверждение неверно. В самом деле, сила мышцы пропорциональна площади ее поперечного сечения, тогда как вес тела пропорционален кубу его линейного измерения. Следовательно, относительная мышечная сила будет тем выше, чем меньше размер данной особи.

АБСОЛЮТНАЯ СИЛА РАЗЛИЧНЫХ МЫШЦ, *кг/см²*

Мышцы лягушки	9
» »	3
» человека	6,10
Мандибулярные мышцы	3,6—6,9
Мышцы задней ноги *Locusta*	4,7
Сгибатель голени *Decticus*	5,9

Из приведенных цифр видно, что различие в абсолютной мышечной силе позвоночных и насекомых очень мало. Установлено, что пчела в 14 раз слабее человека. Во время полета насекомые способны удерживать лишь очень незначительный груз. Например, *Ammophilus*, который захватывает и волочит парализованную им гусеницу, весящую значительно больше его самого, в воздухе не выдерживает нагрузки, лишь на 0,636 *г* превышающей вес его тела.

ХОДЬБА

Согласно Мюллеру, тело неподвижного насекомого покоится на треугольнике (а не на трапеции, как тело человека), образованном тремя точками: передней и задней ногами одной стороны тела и средней ногой—другой. Следовательно, насекомое обычно использует одновременно три ноги: передняя нога хватательная, средняя—поддерживающая и приподнимающая одноименную сторону тела и задний его конец, и задняя—подталкивающая тело вперед.

При ходьбе центр тяжести переносится вперед и несколько вбок. В это время тело насекомого поддерживается тремя другими ногами. Вследствие такой попеременной работы трех ног тело насекомого по мере продвижения вперед описывает зигзаги вправо и влево. Заставляя насекомое идти по закопченной бумаге, можно увидеть, что все три ноги каждой стороны тела последовательно ступают на одни и те же точки. При передвижении по шеро-

ховатой поверхности используются коготки лапки, а на гладкой—специальные образования, например ампулы или подушечки, покрытые трубчатыми волосками, расширяющимися на концах и смачивающимися капельками секрета. При их помощи насекомое может передвигаться даже по совершенно гладкому стеклу. Однако механизм работы подобных приспособлений еще недостаточно ясен. Одни авторы считают, что эти образования представляют собой присоски, удерживающиеся на поверхности субстрата атмосферным давлением, и секреторная жидкость лишь обеспечивает их плотное прилегание к поверхности (Зиммермахер, 1884; Уэст, 1862). По мнению других авторов, основное значение имеет поверхностное натяжение секреторной жидкости, смачивающей волоски (Ромбу, 1884). Наконец, некоторые предполагают, что секрет обладает клейкостью и прикрепление ног к субстрату обусловливается силой сцепления жидкости (Девитц, 1884). В настоящее время представляется вполне вероятным, по крайней мере в отношении *Apis* и *Rhodnius*, что эти специальные органы покрыты чрезвычайно гибкой и тонкой кутикулой, которая при помощи смачивающего ее секрета совершенно плотно прилегает к субстрату; подобным же образом две смоченные пластинки стекла, наложенные одна на другую, крайне трудно отделить друг от друга (Арнхардт, 1923; Даль, 1884; Джиллет и Уигглсуорз, 1932).

Нервная регуляция движений, совершаемых при ходьбе; факторы, влияющие на ритм этих движений; удаление конечностей. Ритм движений у насекомых зависит от многочисленных факторов и подчиняется сложной регуляции, выявляемой путем избирательного отделения конечностей и частичной перерезки нервных путей. Можно считать установленными следующие факты.

1. Ни мозг, ни подглоточный ганглий не управляют ходильными движениями; последние могут продолжаться и после обезглавливания насекомого.

2. Центры движений, совершаемых при ходьбе, находятся в грудных ганглиях, так как при перерезке нервных связей между последними и конечностями насекомого эти движения прекращаются. Возможно, что центры также играют роль регуляторов тонуса, так как в ноге, отделенной от тела, сгибатели и разгибатели всегда находятся в состоянии контрактуры (Тоннер, 1936; Фридрих, 1934).

3. Нервные пути могут перекрещиваться; после перерезки в грудных ганглиях одной коннективы способность к ходьбе сохраняется (*Periplaneta*, *Carausius*).

4. При перерезке всех нервных связей между ганглиями способность к ходьбе у насекомых некоторых видов сохраняется (*Carausius* и *Mantis*—Будденброк, 1921; Рёдер, 1937), а у других видов исчезает (*Periplaneta*—Тен-Кате, 1928).

5. Ходильные движения вызываются не только импульсами, исходящими из ганглиев, но также раздражением чувствительных нервных окончаний, расположенных в конечностях. Как мы уже сообщали, в изолированной ноге *Periplaneta*, сохранившей нервные связи с грудными ганглиями, можно вызвать ходильные движения путем раздражения ее лапки. Следовательно, у *Periplaneta* и *Carausius* ходьба регулируется совершенно различными факторами, так как, в отличие от последнего, у таракана способность к ходьбе сохраняется и при перерезке грудных коннектив. Повидимому, это можно объяснить тем, что возбуждающее действие ганглия переднегруди заменяется периферическим раздражением, происходящим путем механического действия передних конечностей на задние (Тен-Кате, 1928).

У *Locusta* с полностью удаленными средними конечностями движение задней ноги начинается только после перемещения передней ноги противоположной стороны тела (Тен-Кате, 1936).

6. Раздражение нервных окончаний конечности вызывает две рефлекторные реакции: рефлекс *торможения*, который у *Periplaneta* возникает при раздражении колоколовидных сенсилл (sensilla campaniformia) ноги, и рефлекс *поднимания*, вызываемый раздражением верхней поверхности лапки. Мышцы, сокращающиеся при этих двух рефлекторных движениях, являются антагонистами (Прингль, 1940).

7. Импульсы от передней левой ноги обычно передаются на правую сторону тела; ганглий среднегруди, повидимому, более возбудим, чем ганглий заднегруди. Выше мы уже описывали нормальный способ ходьбы насекомого; если же у палочника удалить среднюю пару ног, то обычная последовательность движений его конечностей нарушается и начинает напоминать движения конечностей четвероногих позвоночных—за передней левой ногой следует движение задней правой, затем передней правой и, наконец, задней левой (Будденброк, 1921). Подобные же явления наблюдаются при удалении конечностей у *Geotrupes* и у насекомых других видов (Бетэ и Войтас, 1930). Удаление одной передней или одной задней ноги не влияет на ритм ходьбы насекомого, тогда как удаление одной средней ноги сразу же нарушает его; конечности, расположенные на неоперированной стороне тела, перестают ступать нормально, передняя и задняя ноги начинают слегка прихрамывать. Следовательно, средний грудной ганглий действительно легче возбудим (Будденброк, 1921), и весьма вероятно, что причиной нарушения ритма ходьбы является потеря контакта между удаленной ногой и субстратом. В самом деле, если у насекомого отрезать среднюю пару ног почти у самого их основания и к его брюшной поверхности прикрепить маленькую пластинку так, чтобы в нее упирались обрубки отрезанных конечностей, то ставшая четвероногой особь сохраняет ритм ходьбы нормального шестиногого насекомого (Будденброк, 1921).

8. В рефлекторном движении прежде всего принимают участие мышцы, находящиеся в состоянии расслабления; у обезглавленной стрекозы раздражение лапки вызывает разгибание ноги, если она была согнута, и сгибание ее, если она была выпрямлена; однако если расслабленная мышца не способна реагировать, то возбуждение передается другой группе мышц (Матула, 1911).

9. Возбудимость сгибателей и разгибателей совершенно различна. У палочника сокращение сгибателей значительно интенсивнее, чем сокращение разгибателей; сильное общее раздражение всей ноги вызывает ее сгибание. Однако при более тщательном исследовании этого явления путем непосредственного раздражения грудных ганглиев оказалось, что слабые раздражения вызывают разгибание, а сильные—сгибание конечности. Этот так называемый *феномен Бидермана* легко наблюдать на клешне рака, которая раскрывается под действием слабого тока и закрывается под действием сильного. Однако конечный результат зависит также и от места раздражения: конечность сгибается при сильном раздражении бедра и разгибается при раздражении тазика или вертлуга. Раеакция также определяется видом насекомого; у *Stenobothrus* как прямое, так и непрямое раздражение вызывает сокращение разгибателей, тогда как у *Tettigonia* и *Meconema* всегда проявляется *феномен Бидермана* независимо от места раздражения.

10. Существуют нервные волокна быстрого и медленного проведения возбуждения, но волокон, специально проводящих только тормозные импульсы, повидимому, не бывает. Известно, что при полном сокращении сгибателя его антагонист—разгибатель—расслабляется. Такое активное снижение тонуса называют *торможением*, и у позвоночных оно возникает вследствие деятельности центральных нейтронов. У ракообразных каждая скелетная мышца обладает двойной иннервацией: более толстым нервом, проводящим двигательные импульсы, и тонким, проводящим тормозные импульсы. У насекомых (*Periplaneta*) можно различать два типа нервных волокон—

с большой и малой скоростью проведения; но волокна, проводящие только тормозные импульсы, не встречаются. Некоторые мышцы снабжаются бо́льшим числом «быстрых» нервных волокон, чем другие, и быстрее реагируют на раздражение. У таракана в состоянии покоя или слабой активности импульсы передаются только по «медленным» волокнам, «быстрые» же функционируют лишь у возбужденного насекомого. Рефлекс торможения вызывается возбуждением «медленных» волокон, обусловливающих тоническое сокращение со слабым потенциалом действия, а рефлекс поднимания вызывается возбуждением «быстрых» волокон.

При обезглавливании насекомого наступает гиперактивация «медленных» волокон и понижение порога рефлекса (Прингль).

Все эти факты не дают исчерпывающего объяснения физиологии движений, совершаемых при ходьбе. Экспериментально установленные пути регуляции столь разнообразны, что трудно представить себе существование постоянных механизмов, управляющих каждым типом движения. Очевидно, они должны воссоздаваться каждый раз заново в зависимости от взаимодействия множества физиологических факторов. Наконец, и проблема ритма, т. е. длительной и правильной повторности движений, почти не освещена в литературе (Прингль).

Передвижение личинок и гусениц. Личинки некоторых насекомых передвигаются таким же образом, как и взрослые особи, но очень часто они обладают специальными брюшными органами, помогающими им цепляться за субстрат. Так, у личинок *Carabidae*, *Chrysomelidae* и других жесткокрылых имеется задняя нога, образовавшаяся из задних члеников брюшка, а у личинок *Tenthredo* и у гусениц—ложные брюшные ножки. Гусеница ползет, последовательно перемещая ложные ножки; причем сначала перемещается последняя их пара, а затем, по мере продвижения волны сокращения (от заднего конца тела к переднему), и остальные. Мускулатура гусеницы в основном состоит из тонких мышечных тяжей, соединяющих складки покровов ее тела и поддерживающих таким образом некоторое внутреннее давление; их можно было бы назвать *тургорными мышцами*. При уколе тело гусеницы мгновенно сокращается; повидимому, стимулом для этого сокращения служит падение внутреннего давления. Кроме того, в теле гусеницы имеются и настоящие локомоторные мышцы (поперечные, продольные и дорзовентральные), которые не сокращаются при разрыве наружных покровов. У ползущей гусеницы происходит одновременное сокращение продольных спинных мышц одного сегмента, вертикальных мышц, поднимающих ложные ножки следующего за ним сегмента, и продольных брюшных мышц сегмента, расположенного еще ближе к заднему концу тела. Благодаря некоторому изменению этих приспособлений пяденица (*Geometridae*) передвигается совершенно особым способом. Во всяком случае, при любом способе передвижения необходимо наличие координации между тургорными и локомоторными мышцами; разгибание одного сегмента обусловливается расслаблением лежащих перед ним сегментов и сохранением внутреннего давления в остальных сегментах. Наконец, личинки некоторых насекомых, например мух, совершенно лишены конечностей и передвигаются путем перистальтических движений всего тела, причем этому процессу способствуют покрывающие их волоски, направленные к переднему концу тела личинки (Барт, 1937).

Нервная регуляция. У гусениц *Agrotis* и *Nonagria* от каждого ганглия брюшной нервной цепочки к мышцам и покровам того же самого сегмента отходит лишь небольшое число нервов; бо́льшая часть последних иннервирует мышцы и стенку тела последующего сегмента, например 3-й грудной ганглий частично иннервирует 3-й и почти полностью 4-й сегмент. Внутренний тонус тела поддерживается импульсами, исходящими из ганглиев

нервной цепочки; перерезка нервов одного сегмента вызывает у гусениц и личинок *Lucanus cervus* немедленное понижение тургора и пассивное растяжение стенок тела в пределах сегментов, иннервируемых перерезанными нервами (Сассе, 1912; Копец, 1918; Гольст, 1934). Тот же результат получается и при наложении на ганглий кристаллика кокаина (Полиманти, 1907).

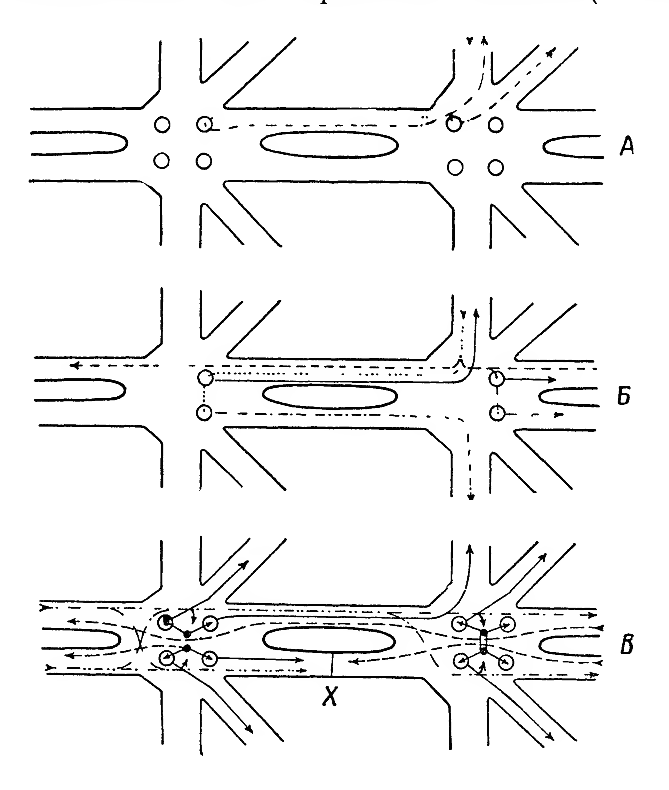


Рис. 40. Проведение возбуждения между двумя последовательными ганглиями гусеницы.

А—тонический рефлекс остановки; *Б*—рефлекторное сворачивание; *В*—перистальтические движения (левая комиссура перерезана в *X*). Левая сторона рисунка соответствует передней части тела. ··· центростремительные импульсы; —·—·— центробежные двигательные импульсы; — — — — внутрицентральные связи; ——— центробежные тормозные импульсы; —··—··— пути передачи импульсов к подглоточному ганглию. (Из Гольста, 1935.)

От мозга зависят не поддержание и регуляция тонуса, а лишь сохранение бокового равновесия. Подглоточный ганглий является центром «самопроизвольности» движений или своего рода аккумулятором энергии (Гольст, 1934), но отнюдь не центром поступательного движения, так как гусеница, лишенная этого ганглия, на раздражение передних сегментов тела реагирует поступательными движениями. При перистальтических движениях тела синергичные мышцы сокращаются не точно одновременно, а с некоторым отставанием друг от друга, и вызывающие их импульсы могут распространяться по многим ганглиям, нервы которых перерезаны (рис. 40). Перистальтические движения гусениц отличаются от подобных же движений других животных, например дождевого червя; перистальтика последнего обусловливается антагонистическим действием продольных и поперечных мышц, тогда как у гусениц она осуществляется одновременным сокращением всех мышц сегмента. Наоборот, резкое рефлекторное распрямление тела, наблю-

даемое у дождевого червя, происходит при одновременном сокращении всех мышц, тогда как у гусениц оно наступает вследствие сокращения антагонистических мышц правой и левой сторон тела или спины и брюшка. У червя не существует наблюдающегося у гусениц разграничения функций различных ганглиев и перекрещивания или замещения нервных путей, благодаря которым физиологический механизм передвижения у последних значительно пластичнее (Гольст, 1935).

ПРЫЖКИ

Прыжок насекомых (например, у кузнечиков) обычно производится путем резкого распрямления задних ног. Однако у ногохвоста (*Poduridae*) механизм этого движения более сложен: анальная вилка (furca) вводится в зацепку (retinaculum) 4-го брюшного сегмента; при сокращении мышц этих придатков зацепка освобождается и, с силой ударяясь о землю, подбрасывает тело насекомого в воздух. У жука щелкуна (*Elateridae*) вершина простернума входит в углубление мезостернума и, выскакивая из этой ямки, сообщает толчок телу лежащего на спине насекомого, помогая ему перевернуться. Личинки *Piophila* крючками мандибул захватывают задний конец тела и внезапно освобождают его в момент сокращения мускулатуры.

Многие прямокрылые (*Meconema*, *Carausius*) и уховертки, брошенные с высоты 20 *см*, всегда падают на ноги. Во время падения они придают своему телу особое положение, выпрямляя конечности и антенны и изгибая брюшко кверху. Эта рефлекторная реакция возникает вследствие потери контакта между конечностями и субстратом и раздражения антенн и лапок струей воздуха. Благодаря такому положению тела сопротивление воздуха автоматически переворачивает падающее насекомое спиной вверх (Будденброк и Фридрих, 1932).

ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ПО ПОВЕРХНОСТИ ВОДЫ

Так как кутикула насекомых обычно не смачивается водой, то поверхностное натяжение последней противодействует тяжести тела и не дает насекомому погрузиться в воду. Кроме того, поверхность тела изменяется как квадрат радиуса, а масса—как куб радиуса, и отношение поверхности к весу будет тем больше, чем меньше размер насекомого. Размер многих насекомых достаточно мал для того, чтобы поверхностное натяжение воды поддерживало их как эластическая мембрана. Кроме того, они обладают специальными железами, выделяющими гидрофобный секрет, предохраняющий кутикулу от смачивания. Таким образом, водомерка (*Gerris*) и жук вертячка (*Gyrinus*) легко передвигаются по поверхности воды, причем у последнего все тело, за исключением щитка и надкрылий, погружено в воду. Особенно интересен способ передвижения жука *Stenus*; анальные железы этого насекомого выделяют вещество, понижающее поверхностное натяжение воды, и тело его быстро проталкивается вперед; если у этого жука отрезать конец брюшка, то он теряет способность к передвижению (Биллар и Брюян, 1905).

ПЛАВАНИЕ

Плавательные движения насекомых чрезвычайно разнообразны. Личинки длинноусых двукрылых плавают, изгибая тело в обе стороны. Нимфы стрекоз подобно спрутам и каракатицам движутся вперед благодаря выбрасыванию содержащейся в кишечнике воды[1]. Водяные жуки и клопы плавают при помощи движений конечностей, причем задние ноги служат

[1] Спруты и каракатицы выбрасывают воду из мантийной полости тела.—*Прим. ред.*

веслами (*Hemiptera* и *Dytiscidae*; *Acilius* использует и среднюю пару ног), а передние остаются неподвижными, т. е. как раз обратно тому, что наблюдается при передвижении наземных насекомых.

Hydrophilus второй и третьей парами ног производит движения, обычно совершаемые при ходьбе; *Dytiscus*—при удалении задних гребных конечностей может использовать другие, нормально не работающие ноги. Известно также, что водяные перепончатокрылые (*Polynema*, *Prestvitchia* и *Lymnodytes*) плавают при помощи крыльев. Кроме того, мы уже упоминали о наличии у личинок *Corethra* образований, служащих для сохранения гидростатического равновесия.

ПОЛЕТ

Полет насекомого обусловливается множеством экзогенных и эндогенных факторов.

ЭКЗОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ

Освещение. Освещение оказывает заметное влияние на *Melolontha hippocastani*, которые начинают летать только через 0—6 мин. после захода солнца, когда интенсивность света падает до 1 000—1 400 *лк*; *Amphimallon solstitialis* летает при интенсивности света 100 *лк*; *Melolontha*—при интенсивности света 15—20 *лк* и *Polyphylla fullo*—при 10—30 *лк*.

Температура. Полет *Melolontha hippocastani* возможен при температуре не ниже 7,5—9° и не выше 30—35°. Тепловое излучение солнца имеет огромное значение, так как оно поднимает температуру тела насекомого до определенного предела, ниже которого полет невозможен (см. ниже). Тело дневных бабочек *Vanessa* до такой степени согревается лучами солнца и летательными движениями, что этих насекомых можно встретить на высоте 4 000—5 000 *м* при температуре окружающей среды 0°. Мелкие *Erebiaethiops*, поверхность тела которых относительно больше, обладают соответственно и большей теплоотдачей и нуждаются в солнечном тепле, так как летательных движений недостаточно для согревания их тела (Стрельников, 1940).

ЭНДОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ

Для осуществления полета обычно необходимо предварительное согревание тела насекомого путем работы грудных мышц. Поэтому насекомые многих видов способны начать полет только после предварительных подготовительных движений, заключающихся в вибрации крыльев, в результате которых температура тела обычно поднимается выше 30°. Иногда вибрация происходит только в мышцах, а крылья не производят заметных глазу движений (*Geotrupes*). «Телоскопические» движения брюшных колец, как бы вдвигающихся друг в друга, например у майского жука, также, очевидно, служат для этой цели, а отнюдь не для дыхания насекомого (Сотавалта, 1947). У плохо летающих насекомых, как, например, жуки навозники (*Geotrupes*), температура тела, при которой может начаться полет, постоянна и близка к 33°, тогда как у хороших летунов, как бабочка *Vanessa*, она может колебаться между 20—42° (Крог и Цейтен, 1941).

Согревающее действие мышечной работы, конечно, более необходимо ночным, чем дневным бабочкам, и, кроме того, тело первых часто бывает покрыто густым волосяным покровом, предохраняющим их от потери тепла. Крупные *Sphingidae* могут взлететь лишь тогда, когда предварительные вибрации крыльев повысят температуру тела, по крайней мере, до 30°. В термостате при 35° они способны взлетать мгновенно (Доттервейх, 1927).

Продолжительность полета и ритм ударов крыльев у *Drosophila* и *Lucilia sericata* непосредственно зависит от *содержания в организме гликогена*.

Во время полета количество этого вещества быстро уменьшается, и, когда оно падает ниже определенного уровня, полет становится невозможным. В течение первой недели жизни взрослого насекомого средняя продолжительность полета в 1-й день составляет 26 мин. и в 7-й—110 мин., а содержание гликогена за это же время возрастает от 2,5 до 6% сырого веса тела. У насекомых старше двухнедельного возраста содержание гликогена и продолжительность полета уменьшаются сначала быстро, затем несколько медленнее. На 33-й день существования продолжительность полета равна 19 мин. (170 000 взмахов крыльев), а количество гликогена 3,5% (Вильямс, Барнесс и Сойер, 1943). Следует напомнить о подобном же значении гликогена у пчел. У различных рас дрозофилы наблюдается различный ритм движений крыльев (Вильямс и Рид, 1944).

МЫШЦЫ, РАБОТАЮЩИЕ ПРИ ПОЛЕТЕ

У всех групп насекомых наблюдается примерно одинаковое расположение мышц, участвующих в полете. Наибольшее значение имеют вертикальные и продольные мышцы непрямого действия, при сокращении которых деформируются грудные сегменты; вертикальные мышцы поднимают крыло, продольные—опускают его. Сложное сочленение основания крыльев дает возможность усиливать энергию движения, но не его амплитуду, например у ос крыло при взмахе описывает сектор в 150° (Марей, 1901). Мышцы прямого действия прикрепляются непосредственно к крыльям. Наибольшее значение имеют передние и задние плейральные мышцы, сокращение которых поворачивает крыло вокруг его продольной оси. У насекомых многих видов, например у пчел, мышцы непрямого действия, повидимому, производят колебательные и вращательные движения крыла, а мышцы прямого действия перемещают его в горизонтальной плоскости (Штельвааг, 1910). Сила мышц крыла очень велика, и у стрекоз при тетаническом сокращении они могут поднимать груз, в 1 150 раз превышающий их собственный вес (Кремер, 1934). У плохо летающих прямокрылых эти мышцы способны поднять груз, равный лишь 8% общего веса тела, у мухи—11%, у пчелы—13%, у бражника *Macroglossa*—14% и у стрекозы *Aeschna*—24% (Маньян, 1932).

ДВИЖЕНИЯ КРЫЛЬЕВ

У более примитивных насекомых, как, например, прямокрылые, сетчатокрылые, равнокрылые и стрекозы, движения передних и задних крыльев совершаются независимо друг от друга; у стрекозы *Agrion* при опускании переднего крыла заднее поднимается, и наоборот (Фосс, 1913). Однако у перепончатокрылых, ручейников, многих чешуекрылых и полужесткокрылых обе пары крыльев объединены при помощи иногда чрезвычайно сложных образований и движутся одинаково. Передние крылья (надкрылья) жесткокрылых, служащие лишь защитным покровом, во время полета остаются поднятыми и неподвижными или, как у *Cetonia*, прижаты к брюшку. Передние крылья веерокрылых и задние двукрылых преобразованы в жужжальца, функцию которых мы рассмотрим ниже.

Частота взмахов крыльев чрезвычайно различна; у двукрылых и чешуекрылых она ускоряется при повышении температуры, а возможно (в зависимости от случая), и влажности. Наоборот, у перепончатокрылых и жесткокрылых частота взмахов крыльев обычно не зависит от температуры. Увеличение частоты взмахов крыльев, происходящее у *Drosophila repleta* при повышении температуры, не подчиняется правилу Вант-Гоффа (Чэдуик, 1939). Частота взмахов крыльев различна у разных видов насекомых (табл. 47); ее можно определить по высоте возникающего звука, причем следует

Таблица 47

ЧАСТОТА ВЗМАХОВ КРЫЛЬЕВ У РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ

Отряд	Род	Число взмахов в 1 мин.
Hymenoptera	*Apis*	180—250
	Bombus	130—240
	Vespa	110
Diptera	*Tipulidae*	44—73
	Culex	278—307
	Tabanus	96
	Musca	180—330
	Forcipomyia	1 046
Lepidoptera	*Pieris*	9—12
	Colias	8
	Saturnia	8
	Macroglossa	72—85
Coleoptera	*Acidalia*	32
	Melolontha	46
	Coccinella	75—91
	Rhagonycha	69—87
Odonata	*Libellula*	20
	Aeschna	22—28

учитывать, что каждый взмах крыла дает две волны колебаний; так, у пчелы наиболее высокая нота соответствует 440 двойным колебаниям в 1 сек., т. е. 220 взмахам крыльев (Ганнес, 1926). Кроме того, необходимо учитывать тембр звука, чтобы не допустить ошибки, хорошо известной музыкантам, определяющим высоту ноты, взятой сопрано или тенором. Поэтому, прежде чем приступить к определению числа колебаний по высоте звука, необходимо предварительно попрактиковаться на определении высоты звуков различного тембра (Сотавалта, 1947).

Предпочтительнее всего метод прямого подсчета числа колебаний при помощи киносъемки или стробоскопа.

Частота взмахов крыльев зависит также от их размера. Комар *Tipula* с нормальными крыльями длиной 12 *мм* и комары с крыльями, подрезанными до длины 10 и 5 *мм*, взмахивают крыльями соответственно 9, 12 и 20 раз в 1 сек., причем в данном случае скорее имеет значение изменение веса крыла, чем площади его поверхности (Сотавалта, 1947). Считалось, что при укорочении одного крыла частота взмахов обоих крыльев должна определяться размером нормального крыла (Рох, 1922); однако в действительности устанавливается некий ритм, средний между ритмом, определяемым нормальным и укороченным крылом (Сотавалта, 1947). Во всяком случае, частота взмахов крыльев обычно настолько велика, что, как мы уже говорили, ее трудно истолковать лишь механизмом мышечных сокращений.

Наконец, можно считать установленными следующие закономерности: частота взмахов крыльев прямо пропорциональна весу тела в степени 0,25, обратно пропорциональна величине описываемого крылом угла в степени 1,25 и обратно пропорциональна относительной поддерживающей силе крыла в степени 0,78 (эта сила равна площади несущей поверхности крыла, деленной на вес тела в степени 0,67).

ХАРАКТЕР ДВИЖЕНИЯ КРЫЛЬЕВ И АЭРОДИНАМИКА ПОЛЕТА

Столь быстрые движения можно изучать лишь при помощи сверхскоростной киносъемки (Бюлль, 1904—1910; Маньян, 1932). Однако следует иметь в виду, что характер движений крыльев может более или менее значительно меняться, в зависимости от того, совершает ли насекомое полет на месте или поступательный полет (Сотавалта, 1947). Было установлено, что при полете на месте края крыльев описывают в пространстве фигуру в виде удлиненной восьмерки, наклонной по отношению к продольной оси тела. У некоторых насекомых (*Eristalis*) опускание крыльев совершается быстрее, чем их поднимание (Фосс, 1913). При поступательном полете концы крыльев описывают род наклонной синусоиды (Риттер, 1911), причем крыло несколько поворачивается вокруг своей продольной оси. Во время опускания крыла его плоскость расположена горизонтально, а при подъеме устанавливается вертикально. Эти изменения наклона крыла связаны с его структурой—жесткой у переднего и гибкой у заднего края.

Однако вращение крыльев обусловливается также и сокращением мышц: у комара *Tipula* изменение наклона крыльев при их поднимании и опускании сохраняется даже в том случае, когда от этих органов остаются только короткие обрубки (Бюлль, 1909—1910). Подобные повороты производят такое же действие, как и вращение лопасти пропеллера (Снодграсс, 1930). При каждом взмахе крыло отбрасывает назад узкую струю воздуха, и перед телом насекомого и над ним образуется зона пониженного давления, а позади него—зона повышенного (Демоль, 1918).

При стоячем полете размах, направление удара крыла и положение всего тела совершенно иные, чем при поступательном полете (Сотавалта, 1947). У хорошо летающих форм *направление* полета меняется путем неравномерного движения обоих крыльев; так, стрекоза *Agrion* может изменять наклон крыльев, а пчела—плоскость колебания и величину размаха каждого крыла в отдельности (Штельвааг, 1910).

Основным различием между полетом насекомого и самолета является то, что насекомое, независимо от направления полета, может отбрасывать крыльями токи воздуха в любом направлении и таким образом способно подниматься под любым углом и с любой скоростью (Гольст, 1943).

СКОРОСТЬ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ПОЛЕТА

Приведем некоторые данные по измерению скорости полета у насекомых (*м/сек*):

Hymenoptera	*Apis*	2,5— 6 (10—20 *км/час*)
	Bombus	3— 5
Diptera	*Tabanus*	40—14 (47 *км/час*)
	Musca	2
Lepidoptera	*Pieris*	1,8— 2,3
	Macroglossa	5
	Sphingida	15
Coleoptera	*Melolontha*	2,2— 3
Odonata	*Anax*	8
	Libellula	4—10
Neuroptera	*Chrysopa*	0,6

Бражники, многие другие бабочки, кузнечики и стрекозы могут перелетать, не отдыхая, на расстояние нескольких сот километров.

РОЛЬ ЖУЖЖАЛЕЦ

Проблема значения жужжалец является наиболее сложной в физиологии насекомых. Рассмотрим бегло основные гипотезы, выдвинутые для ее разрешения.

Жужжальца и полет. Твердо установлено, что жужжальца (рис. 41) имеют отношение к полету, но характер этой зависимости разными авторами толкуется различно. У некоторых двукрылых, например у слепней, полет не нарушается и при отсутствии жужжалец; другие (*Calliphora*) при их удалении полностью теряют способность к сохранению равновесия, но возможность к полету у них вновь восстанавливается, если к заднему концу их брюшка прикрепить нитку. Такая же связь существует между интенсивностью летательных движений и числом сенсилл на жужжальцах; при пониженной способности к полету число сенсилл уменьшается. Крайне редко можно встретить редуцированные жужжальца у хорошо летающих насекомых или хорошо развитые—у бескрылых мух (рис. 41).

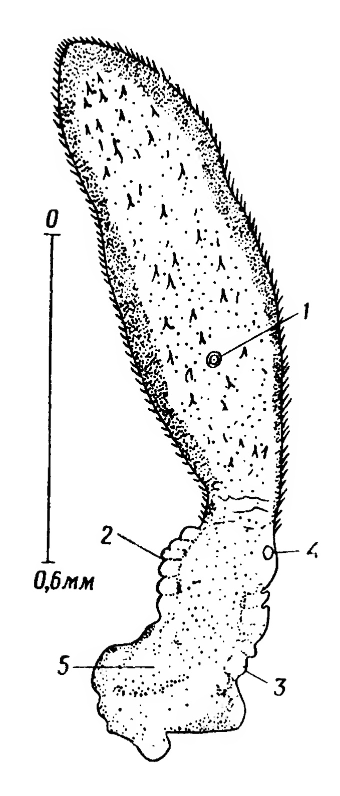


Рис. 41. Жужжальце *Stilpon graminum* (задняя сторона).

1—3—чувствительные чашечки; 4—безымянный сосочек; 5—базальная пластинка. Левая сторона рисунка соответствует брюшной стороне насекомого (Из Браунса, 1938—1939.)

Жужжальца как органы усиливающего (динамогенного) действия. Существует теория, что чем лучше насекомое летает, тем меньше оно пользуется жужжальцами; это предположение основывается главным образом на синхронизме движения крыльев и жужжалец, указывающим, по мнению некоторых авторов, на наличие связи между этими органами (Будденброк). Однако другие исследователи возражают против этого предположения, отмечая, что в действительности движения названных органов далеко не всегда синхронны; например, у самцов *Tipulidae* во время копуляции жужжальца быстро колеблются, тогда как крылья остаются неподвижными (Браунс, 1938—1939); однако удаление этих придатков вызывает иногда общее ослабление насекомого, препятствующее возможности копуляции.

Жужжальца как орган вентиляции. Согласно другой, довольно курьезной гипотезе, жужжальца служат для вентиляции первых дыхалец переднегруди (Еггерс, 1914); однако это предположение совершенно неубедительно.

Жужжальца как проприоцептивный орган. Жужжальца играют важную роль в регуляции возвращения крыла назад; так как раздражение их чувствительных органов обусловливается давлением гемолимфы или воздуха в трахеях, то им приписывают роль проприоцептивных органов.

Жужжальца как регуляторы тонуса в конечностях. Эта гипотеза представляется более правдоподобной, чем предыдущие, так как удаление жужжалец отражается скорее на тонусе конечностей, чем крыльев. Насекомое, лишенное жужжалец, не способно к полету не вследствие нарушения меха-

низма движения крыльев, а потому, что оно не в состоянии совершить предшествующий полету прыжок; по этой же причине нарушается и точность «приземления» насекомого (Будденброк; Еггерс, 1914; Зельке, 1936).

Жужжальца в роли гироскопа. Эта наиболее интересная гипотеза выдвинута Френкелем и Принглем, а затем поддержана Холликом (1940) и Нажоттом (1944). Согласно этой гипотезе, жужжальца, подобно гироскопу, служат стабилизаторами равновесия. У мухи *Calliphora* жужжальца расположены таким образом, что они образуют с осью тела открытый назад острый угол. Оголенность поверхности прилежащих участков брюшка позволяет жужжальцам свободно двигаться, не задевая за волоски, обычно покрывающие тело насекомых. При колебании жужжалец их концевое утолщение описывает полуконус с углом 90°, со скоростью приблизительно 330 движений в 1 сек. (Марей, 1901).

Жужжальца управляют равновесием насекомого не при ходьбе, а только во время полета; таким образом, двойная функция полукружных каналов позвоночных у насекомых расчленена. Возникает вопрос, почему только двукрылые обладают органами равновесия. Вероятно, потому, что эти насекомые во время полета сохраняют равновесие только при помощи силы инерции, а не сопротивления воздуха, которое играет такую важную роль в полете четырехкрылых насекомых, а в данном случае имеет лишь побочное значение. Нажотт резюмирует свою гипотезу замечательной формулировкой: «Двукрылые насекомые летают как бы *в безвоздушном пространстве*, а четырехкрылые—*в атмосфере*».

Итак, на основании наиболее правдоподобных гипотез можно считать, что главные функции жужжалец состоят в сохранении равновесия во время полета и в поддержании тонуса конечностей.

НЕРВНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПОЛЕТА

Движения полета являются рефлекторным ответом на потерю контакта между конечностями и субстратом. *Центр этого рефлекса находится в передне- и среднегруди, а чувствительные рецепторы—на лапках, главным образом задних ног.* Если кусочком ваты прикоснуться к лапкам летящего насекомого, его полет мгновенно прекращается, точно так же, как при захватывании антенн пинцетом насекомое начинает тереть передними ножками затронутое место. Чувствительность к прикосновению сохраняется даже в обрубках конечностей, отрезанных на уровне тазика; однако чувствительность обрубков средних и особенно задних ног значительно ниже, чем передних. Правда, это относится только к прямокрылым насекомым (*Schistocerca*, *Periplaneta*), так как у перепончатокрылых, чешуекрылых и двукрылых чувствительные зоны находятся только на лапках. При прикосновении хотя бы к одной из 6 лапок насекомого, его полет мгновенно прекращается, а при полном удалении всех лапок вызвать прекращение полета уже невозможно. Если у летящего насекомого отрезать голову, то полет тотчас же ускоряется; следовательно, *мозговые ганглии* оказывают *тормозящее влияние*. При перерезке коннектив между ганглиями средне- и заднегруди снимается действие рецепторов задних ног, а при перерезке между ганглиями передне- и среднегруди рефлекс полета полностью исчезает. У насекомого, находящегося в состоянии покоя, рефлекторный полет можно вызвать действием сильной струи воздуха или «ощущением падения» даже в том случае, когда насекомое находится в закрытом сосуде, который роняют. В этом эксперименте исключается влияние движения воздуха и подтверждается наличие (у *Periplaneta*) органов равновесия (Френкель, 1932; Дьяконов, 1936).

КИНЕЗЫ И ТРОПИЗМЫ

КИНЕЗЫ

Кинезом называется изменение активности насекомого, вызываемое изменением действия внешнего агента. Френкель и Гэнн (1940) внесли некоторую ясность в эту довольно запутанную проблему, расчленив явление кинеза на *ортокинез*, т. е. изменение только скорости перемещения под влиянием изменения внешнего раздражения, и *клинокинез*—число изменений направления (а не скорости) движений в единицу времени.

Для лучшего понимания необходимости разграничения этих понятий приведем несколько примеров.

Ортокинез. Чрезвычайно трудно привести пример ортокинеза у насекомых, который не вызывал бы возражений. Дело в том, что исследование этого явления необходимо проводить при рассеянном свете, между тем лишь немногие авторы пользуются светом, пропущенным через сосуд с водой, не пренебрегая этой предосторожностью даже при работе с параллельным пучком света. Поэтому отмечаемое в литературе увеличение скорости перемещения можно в большей степени отнести за счет теплового действия света. Однако можно все же привести в пример жука *Popillia japonica* (Мур и Коль, 1921) и колорадского жука (Гризон, 1942), скорость перемещения которых возрастает с интенсивностью освещения. У *Locusta* общая активность повышается во *влажной* и понижается в *сухой* атмосфере; поэтому насекомых в состоянии покоя чаще находят в сухих местах (Гэнн). Влияние *температуры* на кинезы очень велико и сложно. Активность насекомых прекращается при низкой температуре, различной для разных видов; по мере повышения температуры активность вначале возрастает, а затем наступает тепловое окоченение и смерть. У *Geopinus* активность прекращается при 7°, у *Melanoplus*—при 10°, у *Sphex*—при 17°, у *Cicindela*—при 18°, у *Gryllulus*—при 20°, у *Bembex*—при 26° и у *Microbembex*—при 30° (Уваров, 1917). Однако уровень температуры, вызывающей подобную реакцию, зависит от условий, в которых предварительно находилось насекомое (Никольсон, 1934).

У *Ptinus* активность не является простой функцией температуры и не подчиняется правилу Q_{10} (см. ниже) (Гэнн и Хопф, 1942).

Клинокинез. В настоящее время к клинокинезам относят все явления, называемые раньше «фоботаксисами», ориентацией путем «проб и ошибок» и «дифференциальной чувствительностью». При проявлении клинокинеза насекомое обычно описывает круги, более или менее правильные, если раздражение диффузно, причем каждое изменение раздражения вызывает изменение радиуса этих окружностей так, что в конце концов движения насекомого оказываются ограниченными определенной «предпочитаемой» зоной. Подобный способ ориентации, повидимому, довольно обычен даже у высших насекомых, когда они находятся в зоне действия ненаправленных раздражений или же градиент последних невелик. Именно проявлением клинокинеза объясняется скопление насекомых в местах с предпочитаемыми ими температурой и влажностью.

ТРОПИЗМЫ, ИЛИ ТАКСИСЫ

Под *тропизмом*, или *таксисом*, понимается изменение *ориентации* главной оси тела насекомого по отношению к источнику раздражения, сопровождающееся перемещением особи по направлению к этому источнику.

Для классификации тропизмов мы принимаем весьма удобную схему Кюна (1929), введя в нее лишь несколько изменений, предложенных Френкелем и Гэнном (1940).

КЛАССИФИКАЦИЯ ТРОПИЗМОВ

Клинотаксис (Френкель и Гэнн, 1940). Ориентация насекомого по направлению к источнику раздражения осуществляется при помощи поворотов головы в разные стороны для сопоставления двух последовательных раздражений (личинки мясной мухи и гусеницы).

Тропотаксис. Ориентация тела по направлению к источнику раздражения осуществляется путем активного перемещения в такое положение, при котором симметрично расположенные рецепторы (глаза или антенны) получают одинаковое раздражение. Тропотаксис отличается от телотаксиса наличием следующих признаков.

1. Если симметрия рецепторов нарушена путем удаления или покрывания лаком одного из них, то в параллельном пучке света насекомое производит манежные движения.

2. Если насекомое помещено перед двумя источниками раздражения равной силы, то оно движется по средней линии между ними и только в непосредственной близости к ним направляется к одному из них.

Телотаксис. Ориентация тела осуществляется путем активного перемещения в такое положение, при котором особая зона рецепторов (в глазу она соответствует истинной зоне фиксации) получает максимальное раздражение. Покрывание лаком одного из глаз приводит к появлению манежных движений при освещении не параллельными лучами, а рассеянным светом.

Менотаксис. Насекомое направляется к источнику раздражения не по прямой линии, а под некоторым и притом постоянным углом. Одним из видов менотаксиса является *светокомпасная ориентация* (lichtkompassorientierung), которую мы рассмотрим несколько ниже.

ОБЩИЙ ОБЗОР ТРОПИЗМОВ

В настоящее время никто не разделяет узко механистических теорий Лёба. Однако критические замечания Дженнингса по поводу этих теорий основаны на результатах опытов, проведенных на слишком своеобразном материале (инфузории), чтобы их можно было широко обобщить; в самом деле, редко удается наблюдать, чтобы инфузория направлялась прямо к источнику света, как бы притягиваясь его лучами. Утверждение Лёба, что ориентация животного обусловливается *различием в тонусе* обеих сторон тела, опровергнуто Рабо (1919) при помощи следующего эксперимента. Саранчевое насекомое, помещенное задним концом тела в узкую стеклянную трубку таким образом, чтобы лучи света освещали его сзади, пытается повернуться, несмотря на то, что получаемые им раздражения и тонус его тела одинаковы с обеих сторон. Что касается теории наличия светочувствительного вещества, количественные изменения которого обусловливают характер ответной реакции, то она имеет лишь узкое значение, так как применима только к нервам и мышцам, и в настоящее время всеми оставлена.

Некоторые авторы (Рабо, 1919; Вио 1940) считали, что природа положительных и отрицательных реакций (бегства) совершенно различна; последние являются приспособительными реакциями и значительно более сложны, но, как мы увидим ниже, встречаются довольно редко. Среди фототаксисов следует различать реакции, обусловливаемые светочувствительностью глаз.

и светочувствительностью покровов. Тело многих насекомых почти прозрачно, и вполне законно предположить, что световое раздражение может действовать непосредственно на нервную систему.

У насекомых некоторых видов в течение всей жизни сохраняется только положительный или отрицательный фототропизм, у других же характер реакции изменяется в различные периоды. Так, например, гусеницы *Euproctis chrysorrhea* ранних стадий развития перед едой обладают резко положительным фототропизмом, проявление которого автоматически приводит их к всползанию на растения, которыми они питаются; после же еды эта реакция сменяется отрицательным фототропизмом (Лёб, 1918). Во время брачного полета у самцов и самок муравьев и термитов наблюдается положительный фототропизм, а после спаривания—отрицательный. Характер реакции зависит не только от физиологического состояния насекомого, но и от температуры среды. Муха цеце (*Glossina*) и в несколько меньшей степени *Stomoxys* обладают положительным фототропизмом, пока температура окружающей среды не достигнет 40°; при этой температуре реакция становится отрицательной (Джэк и Вильямс, 1937).

У дрозофилы интенсивность реакции, так же как и логарифм порогового светового раздражения, прямо пропорциональна числу фасеток. Дикие дрозофилы с красными глазами более чувствительны к лучам короткой длины волн, чем длинной; белоглазые же вообще менее чувствительны к свету, чем дикие формы. Насекомые с глазами bar реагируют сильнее, чем дрозофилы с нормальными глазами, на красный и фиолетово-синий участки спектра и слабее на сине-зеленый (Браун и Хэтч, 1929).

У насекомых многих видов чувствительность к свету проявляется только в состоянии возбуждения; находящиеся в помещении комнатные мухи устремляют свой полет по направлению лучей света только тогда, когда открывается окно, а личинки комаров при встряхивании аквариума тотчас же начинают прятаться по темным углам (Холмс, 1911). Наконец, добавим, что отрицательная и положительная реакции на свет *относительны*. Среди насекомых, обладающих отрицательным фототропизмом, например саранча, всегда можно найти особей, либо совсем не реагирующих на свет, либо реагирующих отрицательно, а среди тараканов (также обычно проявляющих отрицательный фототропизм)—особей, не избегающих света и даже направляющихся к нему.

КЛИНОТАКСИС

Прекрасным примером этого таксиса являются реакции личинок мух. Их фоторецепторы расположены в зоне рта и обладают крайне рудиментарным строением; повидимому, эти насекомые не различают очертаний предметов и воспринимают лишь интенсивность света. Когда луч света падает на ротовую область личинки, она направляется по прямой линии к источнику света; при наличии двух источников личинка перемещается по средней линии между ними, и, если интенсивность света неодинакова, она движется к более яркому свету. Этот случай мог бы служить прекрасным примером *тропотаксиса Лёба*, при котором мышечный тонус как бы заставляет животное перемещаться таким образом, чтобы его органы чувств освещались совершенно симметрично; однако у нас нет никакой уверенности в том, что ориентация насекомого действительно вызывается мышечным тонусом (Паттен, 1915). Гусеницы *Euproctis*, *Orgyia* и *Lymantria* до начала питания обладают положительным фототропизмом; при наличии двух источников света они (как и личинки мух) движутся по средней линии между ними, но, дойдя до определенной точки («точка решения», entscheidungspunkt), направляются к одному из источников. Следовательно, их перемещение до «точки решения»

можно считать проявлением тропотаксиса, а дальнейшее движение—телотаксисом. Однако если такое разделение еще оправдано в тех случаях, когда имеют дело с насекомым, действительно обладающим тропотаксисом, то выбор направления при проявлении клинотаксиса, повидимому, определяется тем, что во время «пробных» движений у «точки решения» один из источников света оказывается вне восприятия чувствительных органов. Подобным же образом можно истолковать и те случаи, когда гусеница сразу же направляется к одному из источников света. Более того, у гусениц некоторых насекомых наблюдается врожденная склонность в поле равномерного действия раздражения сворачивать вправо или влево (Гётц, 1936; Людвиг, 1933).

ТРОПОТАКСИС

Пример типичного тропотаксиса можно наблюдать у колорадского жука, реакция которого строго соответствует описанию Лёба. Мы уже отмечали, что у колорадского жука, в отличие от других насекомых, скорость движения увеличивается вместе с увеличением интенсивности светового раздражения. Подобное явление редко встречается среди насекомых. Например, у саранчи скорость движения не меняется при любой надпороговой интенсивности света. Латентный период тропотаксиса довольно непродолжителен, за исключением тех случаев, когда опыты проводятся на насекомых, находящихся в неактивном состоянии. Например, колорадский жук в этом состоянии совершенно не реагирует на раздражения и кажется не чувствительным к свету (Гризон, 1942). При покрывании одного глаза лаком возникают манежные движения, причем насекомое сворачивает в сторону открытого глаза. Однако нам кажется необходимым несколько подробнее разобрать механизм этих движений.

Манежные движения. По мнению Лёба, каждый глаз является регулятором мышечного тонуса одноименной стороны тела; покрывание лаком одного глаза вызывает нарушение тонического равновесия и сокращение мышц противоположной стороны тела и приводит к вращательным движениям, направленным опять-таки в сторону нетронутого глаза. Однако такое толкование грешит излишним упрощенчеством. На самом деле экспериментальные данные показывают следующее.

1. Функциональная асимметрия, которой Лёб приписывает большое значение, проявляется крайне различно у насекомых разных видов и является следствием, а не причиной манежных движений. На здоровой стороне тела, повидимому, происходит сокращение преимущественно сгибательных мышц, однако это правило имеет множество исключений. У жужелицы (*Carabus*), лишенной половины мозга, удаление конечностей с оперированной стороны тела вызывает такое резкое сгибание первой и второй ног противоположной стороны тела, что первая нога загибается под тело насекомого. Если же удалить ноги со здоровой стороны тела, то сильно сгибаются ноги противоположной, оперированной стороны (Бальдус, 1927).

2. Даже наиболее грубое нарушение симметричного движения конечностей не нарушает манежных движений.

У плавунца, саранчи и палочника манежные движения, возникающие при удалении половины мозга, сохраняются и после полного или частичного удаления ног любой стороны тела. Следовательно, вызывающий их стимул исходит из центральной, а не из периферической нервной системы. Однако у плавунца манежные движения продолжаются даже при полном удалении мозга; повидимому, в данном случае имеет место врожденная асимметрия локомоторного аппарата (Цейзер, 1933).

3. У насекомых многих видов, в частности у палочника (Прехт, 1943) и *Schistocerca* (Шовен и Грассе), манежные движения возникают и при полной слепоте. Они проявляются как при диффузном освещении, так и в параллельном пучке лучей. Последнее можно сопоставить с тем фактом, что многие особи, обладающие тропотаксисом, при наличии двух источников света равной силы либо сразу направляются к одному из них, либо хотя сначала и движутся по средней линии между ними, но «точка решения» у них расположена чрезвычайно близко к началу пути. Кроме того, в полной темноте или при освещении красным светом (для насекомых многих видов красный свет соответствует полной темноте) большинство насекомых поворачивает назад и только некоторые из них движутся по прямой линии. Из всего сказанного можно заключить о существовании совершенно *индивидуальной функциональной асимметрии нервной системы*; манежные движения вызываются импульсами, исходящими из центральной нервной системы, а не *изменениями тонуса* периферических участков тела. Круговые и спиральные движения, описываемые очень многими насекомыми при освещении рассеянным светом, также можно объяснить функциональной асимметрией их нервной системы.

ТЕЛОТАКСИС

Не следует считать, что между тело- и тропотаксисом существует коренное различие. Одним из критериев для определения этих таксисов служат манежные движения, возникающие при покрывании глаз лаком, однако механизм этих движений, как мы уже видели, можно истолковать различным образом. Кроме того, подобные движения трудны для наблюдения, часто довольно беспорядочны и могут встречаться (см. ниже), по крайней мере в некоторых случаях, и у насекомых, обладающих телотаксисом. Что касается второго признака (начальный выбор одного из двух источников света, наблюдаемый только при телотаксисе), то он не применим к некоторым особям, обладающим тропотаксисом. Подобные затруднения, часто возникающие при определении одного из видов реакций, заставили некоторых авторов говорить о наличии тело-тропотаксиса или же рассматривать один из них как крайний случай другого и т. д. Тем не менее нам кажется возможным сохранить оба понятия, но с учетом следующих фактов.

1. У одного и того же насекомого, в зависимости от его возраста или условий, может проявляться либо тропо-, либо телотаксис (пчела—Урбан, 1931).

2. Раздражение некоторых участков глаза вызывает проявление тропотаксиса, а других участков того же самого глаза—телотаксиса.

3. Между этими двумя реакциями нет резкой границы и существует множество «переходных поведений». В основном насекомые, обладающие телотаксисом, характеризуются следующими признаками:

а) более *высокой специализацией* глаз, определенные участки которых регулируют тонус известных групп мышц. Следовательно, при раздражении заранее известных омматидиев можно, по желанию, вызывать антагонистические реакции; некоторые зоны глаза реагируют различным образом при разной интенсивности света;

б) наличием *зоны фиксации*, обычно состоящей из небольшого числа омматидиев, причем насекомое стремится принять положение, при котором эта зона получает максимальное количество света;

в) возможностью *физиологической регуляции зоны фиксации*.

Роль глаз в регуляции мышечного тонуса. В темноте конечности *Proctacanthus* вытягиваются, а на свету принимают обычное положение. При покрывании лаком одного глаза мышечный тонус усиливается на противоположной стороне тела.

Покрывание лаком нижней половины обоих глаз вызывает у этого насекомого выпрямление первой и второй пар ног; покрывание лаком только верхней половины глаз приводит к их сгибанию (Гэррей, 1918). Подобное же явление наблюдается у *Ranatra* (Холмс, 1905), *Eristalis* (Маст, 1923); *Schistocerca* (Шовен и Грассе), личинок *Agrion* и *Cloëon* (Альвердес, 1924).

Порог реакции. Некоторые зоны глаза управляют не только мышечным тонусом, но и вращательными движениями, направленными в одноименную или в противоположную сторону. Для каждой из этих зон существуют нижний и верхний пороги реакций, которые несколько меняются (в довольно узких пределах) при адаптации глаза. Так, например, в левом глазу гладыша (*Notonecta*) имеются зоны, при раздражении которых (интенсивность выше верхнего порога) у насекомого появляются вращательные движения вправо (омматидии от —47 до —17,9°), и зоны, при раздражении которых появляется вращение влево (омматидии, расположенные от —17,9° от нулевой оси до + 117°, т. е. до заднего края глаза). Однако если интенсивность световых раздражений оказывается ниже верхнего порога, то направление вращательных движений меняется на обратное, т. е. раздражение срединных омматидиев вызывает вращение тела влево, а боковых—вправо (табл. 48). Если же интенсивность света ниже нижнего порога, то вращательные движения вообще не возникают (рис. 42). За интенсивность, лежащую *ниже верхнего порога*, принимается интенсивность света, отраженного темным субстратом, расположенным вне светового пучка;

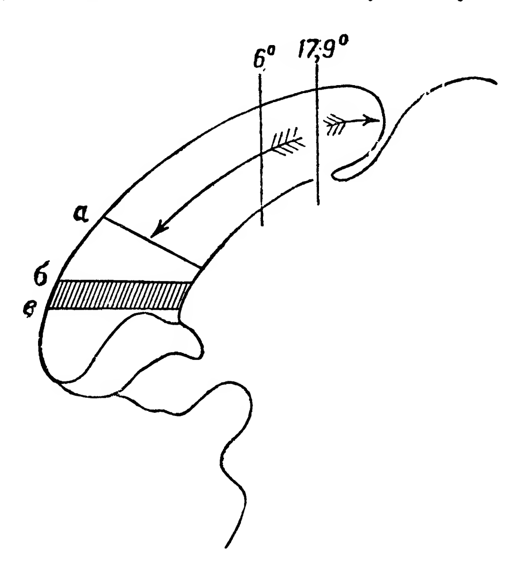


Рис. 42. Зоны глаза *Notonecta*. Объяснение дано в тексте. (Из Людтке, 1942.)

Таблица 48

НАПРАВЛЕНИЕ ВРАЩАТЕЛЬНЫХ ДВИЖЕНИЙ У *NOTONECTA* В ЗАВИСИМОСТИ ОТ РАЗДРАЖЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ЗОН ГЛАЗА (ЛЕВЫЙ ГЛАЗ) И ИНТЕНСИВНОСТИ СВЕТОВОГО РАЗДРАЖЕНИЯ

(из Людтке, 1935)

Расположение омматидиев	Световое раздражение	Интенсивность	Направление движения
От −17,9 до −47°	Лучи, отраженные вперед (239 *лк*)	Выше верхнего порога	Вращение вправо
От −17,9 до +*а*	Перпендикулярно падающие лучи и отраженные спереди назад (239 *лк*)	То же	Вращение влево
От +*а* до +*б*	Косо падающие лучи, отраженные спереди назад (17—18 *лк*)	Промежуточная	Вращение вправо
От +*б* до +*в*	Лучи, отраженные сбоку (5—6 *лк*)	Ниже нижнего порога	Отсутствие реакции

за промежуточную—интенсивность лучей, попадающих в глаз насекомого, находящегося у края светового пучка, и, наконец, за интенсивность, превышающую верхний порог,—интенсивность лучей, перпендикулярно падающих или отраженных внутри светового пучка (Людтке, 1935).

Роль зоны фиксации в возникновении манежных движений. Манежные движения могут проявляться и у насекомых, обладающих телотаксисом. Однако они крайне слабы, неправильны и быстро исчезают. Тонизирующее действие света (фототонус), которое мы отмечали выше, проявляется только при движении насекомого; мышцы той же стороны тела, на которой находится открытый глаз, сокращаются интенсивнее мышц противоположной стороны, и вследствие этого возникают манежные движения. Однако подобные круговые движения наблюдаются главным образом у насекомых, глаза которых еще не адаптированы. Если насекомому, один глаз которого покрыт лаком, дать возможность двигаться по направлению к свету, то оно описывает узкую спираль, приводящую его в конце концов к источнику света. При многократном повторении этого опыта спираль становится все более и более пологой и наконец превращается в прямую линию; однако тот же самый результат можно получить, закрепляя насекомое в неподвижном состоянии перед источником света примерно на такой же срок, как и в предыдущем опыте; за это время происходит адаптация глаза и освобожденное затем насекомое направляется непосредственно к источнику света.

Мы уже говорили, что в глазу гладыша *Notonecta* (и других видов насекомых) имеются обширный боковой участок, раздражение которого вызывает манежные движения, направленные в ту же сторону тела, и передняя зона, управляющая вращательными движениями, направленными в противоположную сторону; границей между ними служит линия, или зона фиксации (fixierlinie), соответствующая area centralis позвоночных. Световое раздражение только этого участка вызывает не манежные движения, а передвижение насекомого по прямой линии к источнику света. У насекомого, ослепленного на один глаз и не адаптированного к свету, чувствительность боковой зоны здорового глаза во много раз превышает чувствительность его передней зоны (в 50 раз у *Eristalis*—Доллей и Вирда, 1929; в 11 раз у *Notonecta*—Людтке, 1942), и поэтому насекомое повертывается в сторону здорового глаза. Возникновение манежных движений зависит также и от окраски субстрата: на сильно отражающем свет белом фоне они проявляются резче, чем на черном. При адаптации одного глаза к свету, а другого—к темноте появляются вращательные движения, направленные в сторону первого глаза (Кларк, 1928). Однако при полной адаптации глаз чувствительность боковой зоны понижается, ведущая роль в регуляции движений переходит к зоне фиксации и насекомое начинает двигаться по прямой линии (Кларк, 1928; Маст, 1923).

Физиологическая регуляция линии фиксации. Результаты более подробных исследований заставляют несколько усложнить описанную выше схему. В самом деле, у ослепленной на один глаз пчелы регуляция совершается очень быстро и насекомое почти мгновенно устремляется непосредственно к источнику света. При помощи перерезки коннектив между подглоточным и первым грудным ганглиями или путем ампутации ног пчелу можно заставить принять особое наклонное положение, при котором изменяется освещение отдельных участков глаза. Однако произведенная операция совершенно не мешает насекомому направиться прямо к источнику света (Урбан, 1931). Подобное же поведение наблюдается и у дрозофилы (Маст, 1938). Результат этого опыта заставляет предположить, что линия фиксации определяется не морфологическим строением глаза, а физиологи-

ческим взаимодействием между различными его участками. Подобное заключение согласуется с результатами опытов Рабо, который заставлял прямокрылое, заключенное в узкую трубку, пятиться по направлению к свету.

Эти данные подводят нас к самой сути наиболее сложной и, быть может, наиболее загадочной проблемы тропизмов. Ведь у дрозофил и пчел с несколькими ампутированными конечностями или у саранчи, пятящейся к источнику света, сокращаются совершенно другие мышцы, чем при обычной ходьбе; у них нарушается не только реакция нервной системы, но и весь механизм регуляции, связанный с раздражением глаз (особенно в последнем случае). Кроме того, такое направленное передвижение насекомого обусловливается отнюдь не градиентом освещения, так как оно совершается, по крайней мере у *Schistocerca* и *Doryphora* (Шовен и Грассе; Гризон), как в сходящемся, так и в расходящемся пучке света. Каков же механизм этой сложной нервной регуляции, изменяющей нормальную реакцию организма? Очевидно следует сделать вывод, что тропизм является не «элементарной компонентой» поведения животного, а скорее реакцией организма, отвечающего каждый раз как единое целое. Хотя нельзя согласиться с Грабером, говорящим об «отвращении» животных к темноте или об их «любви» к свету, но, повидимому, это явление приходится отнести к области инстинктов.

МЕНОТАКСИС

Многие насекомые перемещаются таким образом, что их тело всегда располагается под определенным постоянным углом к источнику света (например, солнцу). Если ползущего муравья задержать на некоторое время, заслонив его от лучей солнца, то при освобождении он возобновляет движение по прямой, хотя и уводящей его в сторону от муравейника, но направленной под прежним углом к новому положению солнца. Добавим, что эти насекомые теряют ориентировку только при резком изменении положения солнца, тогда как обычное очень медленное и постепенное склонение последнего на них не влияет (Браун, 1914). Пчелы ведут себя подобным же образом (рис. 43). Предполагают даже, что они обладают чувством направления, обусловливаемым раздражением рецепторов, помещающихся на антеннах, так как особи, лишенные этих придатков, возвращаются в улей с некоторым опозданием, особенно сильным при удалении только одной антенны (Вольф, 1927). Однако эта операция чревата серьезными последствиями; после нее пчелы обычно погибают через более или менее продолжительное время (Шовен и Грассе). Следовательно, вполне возможно, что их запоздалое возвращение в улей обусловливается только нанесенной травмой. Гусеницы бабочек *Vanessa* и *Pieris*, движущиеся по прямой линии к солнцу, при повороте субстрата на 90° изменяют направление движения под тем же углом; *Geotrupes*, *Coccinella*, *Forficula* и *Carausius* (Будденброк, 1931) также в некоторых случаях пытаются сохранить определенное положение тела по отношению к лучам света. Подобный вид ориентации иногда считают проявлением асимметричного тропотаксиса. У насекомого сохраняется одинаковая активность движения конечностей обеих сторон тела только при неодинаковом световом раздражении обоих глаз, причем различие в силе раздражения должно быть совершенно определенным (Людвиг, 1933). Однако многие авторы предполагают, что в данном случае следует говорить скорее об асимметричном телотаксисе и что насекомое стремится принять такое положение, при котором световые лучи падают определенным образом на отдельные участки сетчатки. Если источник света расположен далеко (как, например, солнце), то при движении насекомого по прямой линии угол падения световых лучей почти не изменяется. Если же источник света близок, то направление падения световых лучей изменяется довольно быстро, и, для того чтобы оно

оставалось постоянным, насекомому приходится перемещаться по логарифмической спирали. Именно подобную кривую и описывают бабочки, обжигающие на огне свои крылья (Людвиг, 1933).

Некоторые авторы предлагали объединить тропо- и менотаксис в одну группу (тропоменотаксис). Тропотаксис является лишь крайним проявлением менотаксиса; некоторые авторы выражают это в несколько иной форме, говоря, что менотаксис представляет собой асимметрический тропотаксис. Если оба эти тропизма действительно, как считает Будденброк, являются четко разграниченными явлениями и насекомое, обладающее менотаксисом, может двигаться по направлению к свету лишь под определенным углом к направлению его лучей, то в световых пучках, испускаемых двумя источниками, оно должно было бы оставаться неподвижным. Если же насекомое, как утверждает Кюн (1929), обладает тропотаксисом, то оно должно направиться к одному из источников света (рис. 44). Результаты экспериментов подтвердили именно последнюю гипотезу (Людвиг, 1934).

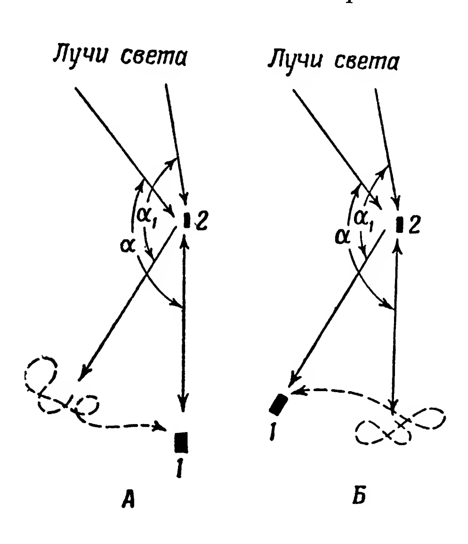


Рис. 43. Направление движения пчелы в зависимости от положения солнца.

А—пчела после принятия пищи была задержана на 1 час и затем освобождена; направление ее обратного пути находится под тем же углом (α) к солнцу, что не дает ей возможности непосредственно вернуться к улью; *Б*—проверочный опыт: улей перемещен налево. *1*—улей; *2*—пища. (Из Вольфа, 1927.)

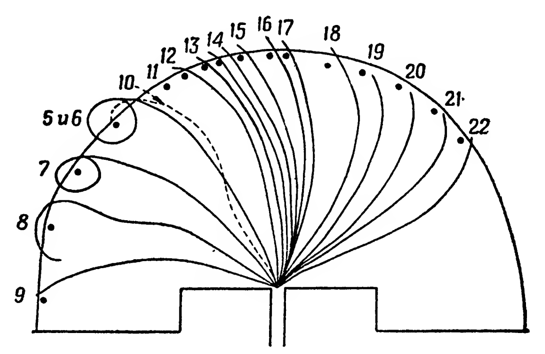


Рис. 44. Путь гусеницы *Lymantria* по направлению к лампам (изображены черными точками), находящимся под разными углами к исходному положению насекомого. Цифры указывают последовательность опытов. (Из Людвига, 1934.)

Иногда определенные проявления менотаксиса выделяют в особую группу так называемой *светокомпасной ориентации* (lichtkompassorientierung), термин, смысл которого можно перевести как «ощущение изменения положения источника света». Проявление этого тропизма удобно изучать при помощи лампы, перемещающейся под весьма незначительным углом, или же двух ламп, близко расположенных друг к другу, причем при движении насекомого одну из них тушат, а другую зажигают. Направление движения насекомого несколько изменяется в том случае, когда источник света перемещается на расстояние, достаточное для того, чтобы луч света переместился с одного омматидия на другой, соседний с ним. Следовательно, чем больше угол зрения последних, тем большим должно быть минимальное смещение источника света, которое может вызвать отклонение насекомого от первоначального направления движения. У тараканов и уховерток эта реакция совершенно не зависит от интенсивности света. У высших насекомых при

слабых световых раздражениях, повидимому, происходит изменение нервных связей, приводящее к тому, что группа из 6 концентрически расположенных омматидиев реагирует, как единое целое. Следовательно, в данном случае слабый источник света приходится перемещать на довольно значительный угол, чтобы вызвать отклонение насекомого от первоначального направления движения. Эта реакция наблюдается как у насекомых, обладающих суперпозиционными, так и аппозиционными глазами (Будденброк). У пчел светокомпасная ориентация в экспериментальных условиях проявляется слабо и сводится к быстрым маятникообразным качаниям между двумя источниками света (Урбан, 1931), тогда как их движение к улью можно расценивать как проявление несомненного менотаксиса.

Однако истинный менотаксис в основном заключается в том, что насекомое принимает такое положение, при котором на сетчатке сохраняется изображение не только источника света, но и окружающих предметов. Насекомое, помещенное на стол, перемещается при повороте последнего, пытаясь сохранить на сетчатке изображение окна (Радль, 1902). Именно к такому проявлению менотаксиса и относятся *оптомоторные* (зрительно-двигательные) реакции, к рассмотрению которых мы теперь перейдем.

ОПТОМОТОРНЫЕ (ЗРИТЕЛЬНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЕ) РЕАКЦИИ

Этим термином обозначают изменение положения антенн, конечностей или тела насекомого, заметившего какой-либо движущийся предмет. Муха *Pollenia* при виде вращающихся черных полос принимает характерную позу (Шлипер, 1927). Личинка *Aeschna*, плавунец (*Dytiscus*) и гладыш (*Notonecta*), находящиеся в аквариуме, помещенном в центре вращающегося цилиндра, на стенки которого нанесены вертикальные черные полосы, поворачиваются в направлении вращения последних. Эта реакция была подробно исследована на личинках стрекоз. Если скорость вращения цилиндра не превышает возможной скорости их движения, они перемещаются вслед за ним, сохраняя нормальное положение тела. Если же личинки не в состоянии следовать за движением цилиндра, то их конечности, обращенные внутрь аквариума, начинают производить усиленные плавательные движения, а обращенные кнаружи повисают почти неподвижно, причем тело личинки изгибается внутрь. При внезапном изменении направления вращения цилиндра у насекомого сначала наклоняется голова в сторону движения полос, затем изменяется ориентация всего тела и насекомое начинает плыть в новом направлении. При вращении цилиндра влево для проявления реакции необходимо, чтобы правый глаз насекомого функционировал нормально, и, наоборот, при вращении цилиндра вправо правый глаз насекомого можно покрыть лаком, не изменяя этим результата реакции.

Если муху поместить внутрь двух расчерченных концентрическими полосами цилиндров, из которых внутренний, более низкий, неподвижен, а наружный, более высокий, вращается, то у насекомого проявляется оптомоторная реакция; при перемещении мухи у нее должно было бы появиться субъективное впечатление вращения полос неподвижного цилиндра в обратную сторону, но так как насекомое не изменяет направления своих движений, то очевидно, что оно способно отличать кажущееся перемещение предмета от действительного (Гертц, 1934). Однако другие авторы считают, что перемещение предмета воспринимается только одним направляющим внутренним глазом, в то время как другой остается физиологически слепым. Восприятие обратного вращения будет очень слабым, так как полосы внутреннего цилиндра расположены слишком далеко от этого глаза (Тоннер, 1938). Тем не менее теория физиологической слепоты отвергнута как совершенно бесплодная. В самом деле, когда один глаз насекомого покрыт лаком,

то оптомоторная реакция проявляется у него при перемещении полос со стороны нормального глаза в направлении от заднего конца тела к переднему и прекращается (или переходит в беспорядочные движения) при обратном направлении перемещения полос. Однако вместо того, чтобы предполагать нечувствительность глаза ко второму типу движения, не проще ли предположить, что насекомое, пытающееся следовать за движением полос, перемещающихся спереди назад, должно повернуться на 180°, т. е. обратиться к этим полосам слепым глазом, в результате чего реакция прекращается.

Оптомоторная реакция вызывается только раздражением бокового участка глаза и лишь при перемещении всей окружающей картины в целом; одной полосы на цилиндре недостаточно для возникновения реакции; необходимо, чтобы вся его поверхность была исчерчена. Минимальная ширина полос, необходимая для возбуждения этой реакции, должна быть такой, чтобы ее изображение заняло 2—3 омматидия. Вращение радиально исчерченного субстрата вызывает не появление оптомоторной реакции, а лишь движение насекомого по направлению полос. У ослепленного на один глаз *Dytiscus*, помещенного на наклонную плоскость, вращение исчерченного полосами цилиндра нарушает или тормозит проявление отрицательного геотропизма или манежных движений (Цейзер, 1934). Добавим, что у растительноядных насекомых, для которых формы, напоминающие ветви или стебли травы, являются «определяющими», очень четко проявляется оптомоторная реакция, в отличие от наземных насекомых, насекомых, питающихся трупами, и низших насекомых, как, например, прямокрылые, у которых эта реакция либо почти совсем не проявляется, либо чрезвычайно беспорядочна. То же самое наблюдается у пчел и у высших насекомых (Тишлер, 1937). Интересно, что человеку, помещенному внутрь такого вращающегося исчерченного цилиндра, в какой-то момент начинает казаться, что цилиндр вращается в направлении, противоположном истинному. Если человек будет следовать за вращением цилиндра, двигаясь вдоль его полос и не отрывая от них взгляда, то он теряет ощущение своего собственного движения и ему начинает казаться, что и он и цилиндр неподвижны, тогда как оба просто передвигаются с одинаковой скоростью. Это явление, быть может, несколько объясняет реакцию насекомых, у которых, очевидно, возникает ощущение собственной неподвижности; следовательно, оптомоторная реакция представляет собой лишь компенсаторные движения. В самом деле, если очертания предметов на сетчатке остаются неизменными, то у насекомого должно возникнуть ощущение неподвижности как этих предметов, так и своего тела.

Подобным же образом объясняется и тот факт, что гладыш (*Notonecta*) удерживается в определенном месте потока, если на сетчатке сохраняется неизменное изображение обоих берегов; если же ориентиры на берегу перемещаются, перемещается также и насекомое. Однако ослепленное насекомое или насекомое, помещенное в темноту или в аквариум с белыми стенками, пассивно увлекается течением. Повидимому, наибольшее значение имеют раздражения, производимые перемещением окружающих предметов в направлении от заднего конца тела к переднему, так как, в противном случае, это насекомое, всегда располагающееся головой навстречу течению, не плыло бы так активно вперед (Шульц, 1931). Группы вертячек (*Gyrinus*) удерживаются на одном месте потока благодаря тому же механизму, что и у гладыша (Браун и Хэтч, 1929). Следовательно, так называемый *реотропизм* в действительности представляет собой реакцию на зрительные раздражения, как и *анемотропизм*, или сохранение неизменного положения в потоке воздуха. Механизм реакции некоторых муравьев (*Formica rufopratensis*), перемещающихся с большей быстротой, чем полосы цилиндра, в центре которого они находятся, в настоящее время еще не понятен (Штурдца, 1942).

ФОТОХОРОТАКСИС

Этим термином Кальмус (1937) обозначает наблюдаемое у многих насекомых стремление двигаться по границе между черными и белыми полосами даже в том случае, когда последние начерчены наклонно на вертикальной поверхности (личинки *Lymantria*—Гундертмарк, 1937; *Carausius*—Кальмус, 1937; *Coccinella*—Тишлер, 1936). Следовательно, фотохоротаксис противоположен отрицательному геотропизму. Он также может препятствовать проявлению манежных движений у ослепленной на один глаз божьей коровки (*Coccinella*), помещенной на поверхность, исчерченную параллельными полосами. Многие насекомые при помещении их на шахматную доску передвигаются по диагонали черных и белых квадратов (Тишлер, 1937)

СКОТОТАКСИС

Когда насекомые при рассеянном освещении направляются к темному экрану, говорят о *скототаксисе* (*Lepisma*—Мейер, 1932; *Forficula*—Клейн, 1934; гусеницы—Гётц, 1936; *Lasius*—Вейраух, 1936).

Помещая перед уховерткой одновременно экран и источник света, вызывают как бы соревнование между проявлением скототаксиса и отрицательного фототропизма, причем насекомое избирает направление, определяемое большей интенсивностью одной из двух реакций. Чешуйница (*Lepisma*) из двух серых экранов может даже выбрать более темный (Мейер, 1932). Однако вполне возможно, что скототаксис представляет собой лишь проявление отрицательного фототропизма или, быть может, обусловливается способностью насекомого реагировать на форму предмета (Френкель и Гэнн, 1940).

СВЕТОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ПОКРОВОВ

Пожалуй, именно к этому виду чувствительности следует отнести «спинной» рефлекс, возникающий в ответ на световое раздражение у личинок поденок и плавунцов (Будденброк). Нимфа поденки *Cloëon* при освещении ее снизу переворачивается и плавает брюшной стороной вверх, подставляя световым лучам спинную сторону. Эта реакция сохраняется и после покрывания одного глаза лаком, но исчезает при прикосновении лапок личинки к какому-нибудь предмету (Альвердес, 1927).

Однако у насекомых многих видов подобная светочувствительность покровов проявляется особенно четко. Ослепленные жуки *Anophtalmus* реагируют на свет свечи (Маршаль, 1910). Тараканы *Blattella* и *Periplaneta* стремятся к темноте даже после того, как их глаза полностью покрывают лаком (Брехер, 1929; Грабер, 1883). Ослепленные гусеницы продолжают двигаться по направлению к свету (Ламмерт, 1925). Клоп *Neides* после ослепления реагирует на свет даже сильнее, чем при наличии обоих глаз (Годглюк, 1937). Многие одноцветные гусеницы принимают такое положение тела, чтобы лучи света падали на них определенным образом, и, повидимому, это явление также обусловливается светочувствительностью покровов (Зюфферт, 1932). Некоторые насекомые, как, например, *Chironomus*, после покрывания глаз лаком реагируют на свет вследствие того, что лучи проникают сквозь прозрачные ткани головы и попадают в глаза изнутри (Эринг, 1934). Однако подобное толкование применимо не ко всем случаям, так как личинки хрущака *Tenebrio* даже после обезглавливания избегают света (Тюколеско, 1933). У ослепленного палочника *Carausius* всегда проявляется положительный фототаксис, причем некоторые особи иногда движутся по средней линии между двумя источниками света, хотя в этом случае невозможно наличие зоны фиксации (Прехт, 1941). То же самое наблюдается и у личинок мясной мухи, обладающих лишь очень слабо дифференцированным органом зрения:

ТЕРМОТРОПИЗМ

Прекрасные примеры термотропизма можно наблюдать у кровососущих клопов *Rhodnius* (Уигглсуорз и Джиллет, 1934) и *Cimex*. Последние чувствительны лишь к изменению температуры на 1° и не воспринимают различия в 0,5°. Рецептор этого ощущения расположен на третьем членике антенн. Ориентация тела насекомого происходит по типу клинокинеза, а не телоили тропотаксиса (Зиоли, 1938). У хищнеца *Rhodnius* реакция вызывается температурой воздуха, а не тепловым излучением; насекомое в равной мере привлекается как пробиркой, наполненной теплой водой, так и такой же пробиркой, покрытой алюминием, тогда как интенсивность испускаемого этими пробирками инфракрасного излучения далеко не одинакова (алюминиевая пробирка испускает в 10 раз меньше тепла). *Rhodnius*, помещенный на расстоянии 4—5 *см* от пробирки с водой, нагретой до 37°, сначала шевелит антеннами, затем поворачивается и вытягивает хоботок по направлению к теплой пробирке, пытаясь проколоть ее. При удалении одной антенны поведение этого насекомого не изменяется (Уигглсуорз и Джиллет, 1934). Проявление этого тропизма можно сравнить с телотаксисом, так как насекомое определяет положение источника раздражения при помощи антенн; однако в действительности насекомое привлекается не самим источником тепла, а зоной теплого воздуха вокруг последнего; предварительное «ощупывание» антеннами аналогично ориентации путем «проб и ошибок» (Зиоли, 1937) или скорее даже проявлению клинотаксиса.

Различные способы ориентировки можно наблюдать также у платяной вши. Температурной чувствительностью обладают ее антенны и, вероятно, также поверхность тела, так как это насекомое реагирует на изменение температуры и после удаления антенн. У платяной вши в пределах довольно узкой температурной зоны (26,4—29,7°) проявляется *фоботаксис*, или, как мы теперь говорим, *клинокинез*; в присутствии же линейного источника тепла (узкая пробирка, наполненная теплой водой) проявляется *тропотаксис*; ослепленная вошь направляется к линейному источнику тепла и следует за всеми его перемещениями. При наличии двух источников тепла насекомое движется по средней линии между ними, а иногда сразу же направляется к одному из них. Под действием рассеянного тепла вошь, лишенная одной антенны, поворачивается в сторону оставшегося придатка. Интересно отметить, что она никогда не направляется к электрическому радиатору, несмотря на то, что он испускает почти параллельный пучок инфракрасных лучей. Наконец, у этого насекомого можно наблюдать и проявление менотаксиса; некоторые особи бесконечно кружат вокруг источника раздражения, к которому они могли бы приблизиться, если бы не изменяли первоначального направления своего движения (Гомп, 1939). Однако некоторые авторы отказываются признавать проявление у вши (Уигглсуорз) или клопа *Cimex* (Зиоли) каких-либо иных тропизмов, кроме клинокинезов. В самом деле, как можно истолковать отсутствие реакции у вши на пучок параллельных тепловых лучей, испускаемых радиатором?

Предпочитаемая температура. Помещая насекомое на металлическую пластинку, обогреваемую с одного конца и охлаждаемую с другого, можно обнаружить, что оно останавливается в определенном участке последней — в зоне *предпочитаемой* температуры (Гертер, 1924). Подобное поведение насекомого является не проявлением подлинного тропизма, а скорее реакцией на различие раздражений (дифференциальная чувствительность Лёба, или клинокинезис).

Предпочитаемая температура зависит от температуры, при которой насекомое *выращивается*; после содержания насекомого при высокой или низкой

температуре предпочитаемая ими температура также соответственно понижается или повышается. Муравьи, выращенные при 3—4°, предпочитают температуру 23—24°, а выращенные при 25—27° предпочитают 31—32° (Гертер, 1924).

Предпочитаемая температура изменяется также с возрастом насекомого (рис. 45). Кривая предпочитаемой температуры личинок *Musca domestica*, развивающихся при 25°, настолько неизменна (рис. 46), что по ней можно определить возраст личинки с точностью почти до одного дня (Томсен, 1936). Предпочитаемая температура изменяется также в зависимости от вида насекомого; у *Stomoxys* она соответствует 23—30°, у *Lyperosia*—27—33° и у *Haematobia*—15—28° (Томсен, 1936).

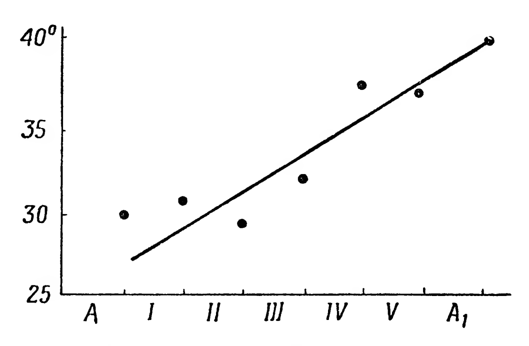


Рис. 45. Влияние возраста на уровень предпочитаемой температуры у *Schistocerca gregaria*.

A—взрослое насекомое (старое); A_1—взрослое насекомое (молодое). *I*, *II*, *III*, *IV* и *V*—личиночные стадии. (Из Боденхеймера и Сегала, 1929.)

Как показывает табл. 49, у насекомых паразитов предпочитаемая температура примерно совпадает со *средней температурой тела хозяина*.

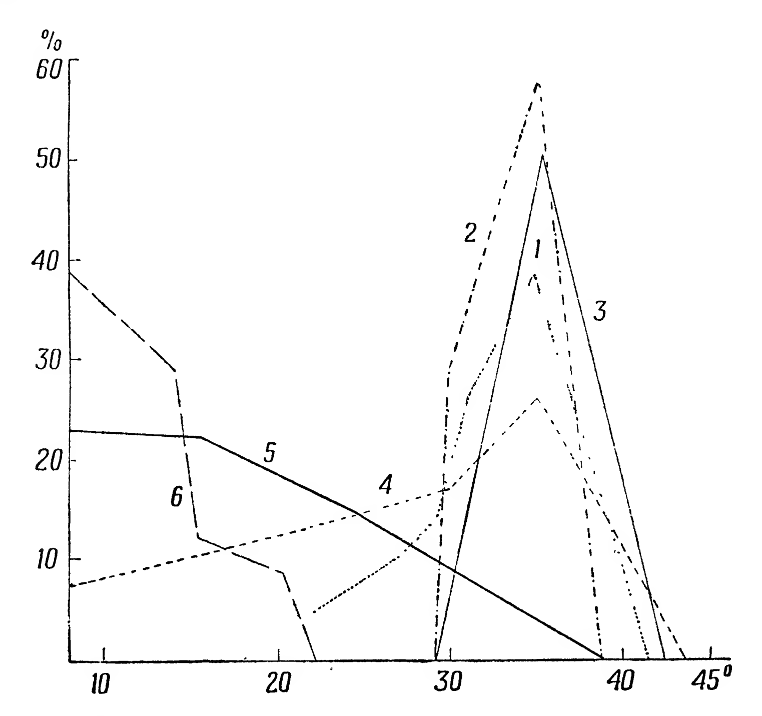


Рис. 46. Предпочитаемая температура личинок *Musca domestica* различных стадий развития. Цифры на кривых показывают возраст личинки в днях.

По ординате—число личинок, %; по абсциссе—температура, °С. По Томсену, 1937.)

У постоянных паразитов, как, например, головная или лобковая вошь, личинки и взрослые особи ведут одинаковый образ жизни и предпочитаемая температура у них также одинакова, тогда как у личинок блох, не питающихся

кровью и, следовательно, не связанных с хозяином, предпочитаемая температура ниже, чем у взрослых особей. Если у хозяина повышается температура, то паразиты даже могут его покинуть.

Таблица 49

ЗАВИСИМОСТЬ ПРЕДПОЧИТАЕМОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА ХОЗЯИНА У ЧЛЕНИСТОНОГИХ ПАРАЗИТОВ (по Гертеру, 1940—1942)

Вид	Хозяин и температура его тела, °C	Предпочитаемая температура, °C
Haematopinus suis	Свинья, 27,9	28,6
Archaeopsylla erinacei	Еж, 34	33—35
Ceratophyllus gallinae	Курица, 41—42	40
Argas reflexus[1])	Голубь, 41—42	40
Nycteribia pedicularia	Летучая мышь, 34—40	39
Triatoma flavida		34 (натощак)
» »		31 (сытое)
Rhodnius prolixus		35 (натощак)
» »		31 (сытое)

[1]) Клещ надсемейства *Ixodoidea* семейства *Argasidae*.—*Прим. ред.*

Состояние *голодания* или *сытости* также влияет на предпочитаемую температуру; у сытых особей она понижается, что и заставляет их покидать своего хозяина; однако у блох она не зависит от степени насыщения насекомого.

Голодные самки *Culex pipiens* всегда избирают более низкую температуру, даже если она ниже 15° (Томсен, 1938).

Влияние *влажности* значительно сложнее; в измерительном приборе Гертера (да и во всех других существующих для этой цели приборах) градиент влажности, который не поддается регулировке, всегда накладывается на термический градиент; во всяком случае, он, повидимому, не оказывает никакого влияния на муравьев *Formica rufa* (Гертер, 1924), некоторых жесткокрылых (Боденхеймер, 1931) и тараканов *Periplaneta* (Гэнн, 1931). Однако при содержании насекомых в очень влажной или, наоборот, в сухой среде уровень предпочитаемой ими температуры изменяется (Боденгеймер, 1931). Жук *Adesmia clathrata*, выращенный во влажной атмосфере, избирает температуру 39,4°, а выращенный в сухой атмосфере—температуру 36,6° (Боденгеймер, 1931). Таракан *Periplaneta* ведет себя нормально при 20—29°, а особи, потерявшие до 30% веса тела вследствие обезвоживания организма, предпочитают температуру 12—23°; после утоления жажды их реакция на температуру вновь становится нормальной (рис. 47) (Гэнн, 1931).

Существует определенное соотношение между температурой начала активности, предпочитаемой температурой и верхней летальной точкой (см. ниже). Летальная температурная точка у комнатной мухи (*Musca*) лежит выше, чем у жигалки (*Stomoxys*), а у последней выше, чем у мухи *Fannia*. Соответственно и предпочитаемая температура у *Musca* равна 33,4°, у *Stomoxys*—27,9° и у *Fannia*—23° (Паркер, 1930). Подобные же соотношения наблюдаются и у личинок насекомых этих трех видов (Томсен, 1938).

Органы, обладающие температурной чувствительностью. У *Acridiidae* (Гейст, 1928), *Liogryllus* (Гертер, 1923), *Pyrrhocoris*, *Lygaeus* и *Collembola*

(Штребель, 1932) органы, обладающие температурной чувствительностью, находятся на антеннах. Лапки саранчи, крылья, церки и брюшко сверчка также чувствительны к тепловым раздражениям. Нам неизвестно, какие именно образования служат для восприятия этого ощущения; возможно, что у *Rhodnius* этими рецепторами являются короткие и тонкие волоски, каждый из которых связан с шестью чувствительными клетками (Уигглсуорз).

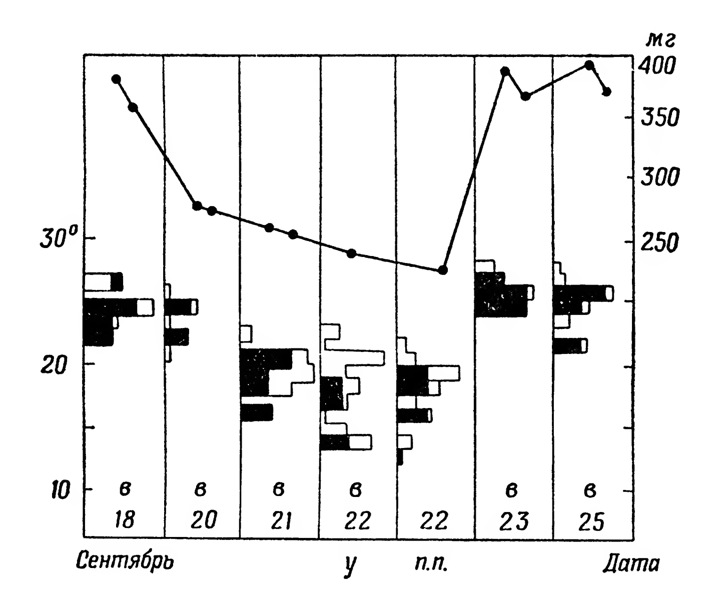


Рис. 47. Влияние обезвоживания на уровень предпочитаемой температуры.

Кривая показывает уменьшение веса тела *Blatta*, лишенного питьевой воды. Подъем кривой соответствует моменту утоления жажды. Столбики показывают колебание уровня предпочитаемой температуры. Каждая вертикальная графа соответствует примерно 45 мин. *в*—безводный режим; *у*—утро; *п.п.*—после полудня. (Из Гэнна, 1934.)

При помощи некоторых приспособлений удалось обнаружить, что предпочитаемая температура сверчка изменяется в зависимости от рода источника тепла (субстрат, воздух, направленное тепловое излучение). Однако трудно сказать, обладает ли один и тот же рецептор тремя видами чувствительности или же у насекомого имеются 3 различных рецептора (Шовен, Кашан и Вилярдебо, 1948).

ГЕОТРОПИЗМ

Геотропизм в форме либо положительной, либо отрицательной реакции очень распространен среди насекомых. Крозье (1927) попытался дать математическое определение этой реакции. Если наклон плоскости обозначить через x, а угол, образованный направлением движения насекомого и горизонталью, через α, то

$$x = k \lg \sin \alpha.$$

Однако это уравнение применимо лишь к животным, имеющим статоцисты или заменяющие их органы. У водяного клопа *Nepa* и уховертки (*Forficula*) величина угла α зависит от значения x, но не пропорциональна логарифму его синуса. У уховертки при удалении чувствительных органов,

расположенных на брюшке и антеннах, проявление геотропизма сильно нарушается (Егер, 1932).

Специально был исследован отрицательный геотропизм палочника (Прехт, 1943). Насекомое поднималось по наклонной плоскости даже после удаления мозга и всегда двигалось в сторону, противоположную направлению силы тяжести. Характер этой реакции определяется отнюдь не весом брюшка, так как удаление последнего не оказывало никакого влияния; результат оставался неизменным и в том случае, когда брюшко прикрепляли ниткой к задней ноге насекомого таким образом, чтобы вся его тяжесть падала на последнюю. Если поднимающегося по наклонной плоскости *Carausius* попытаться оттянуть под углом 30° от направления его движения, то он отклонится в сторону, противоположную приложенной силе, но будет продолжать ползти вверх (Цейзер, 1933). При удалении мозга он также поднимается по наклонной плоскости (Цейзер, 1933), отклоняясь в сторону, противоположную натяжению, но через некоторое время прекращает подъем. Если насекомое, лишенное мозга, поднимаясь по вертикальной плоскости, прикасается конечностями или антеннами к какому-либо расположенному над ним предмету, то оно обходит его, вместо того чтобы пройти по нему, как это обычно делает нормальная особь. Повидимому, Прехт употребляет термин *отрицательный геотропизм* в узком смысле, определяя им именно стремление вползти на предмет; по его мнению, результаты опыта с лишенным мозга *Carausius* показывают, что названный тропизм следует отличать от стремления к подъему по наклонной плоскости, так как насекомое, лишенное мозга, не пытается взобраться на предмет, нащупанный антеннами, тогда как именно последнее стремление и является проявлением подлинного отрицательного геотропизма. Проявление геотропизма ни в коей мере не обусловливается силой тяжести. К телу *Carausius* можно через блок подвесить грузик, примерно уравновешивающий вес его тела; таким образом уничтожается сила тяжести и, тем не менее, сохраняется способность к вползанию на предмет, нащупанный лапками передних ног или антеннами. Отрицательный геотропизм представляет собой автоматическую реакцию, возникающую в ответ на раздражение антенн и лапок передних конечностей и проявляющуюся в движениях вползания. Доказано, что у *Blattella* зона, раздражение которой вызывает подобные движения, находится на верхней поверхности кончиков антенн (Шовен).

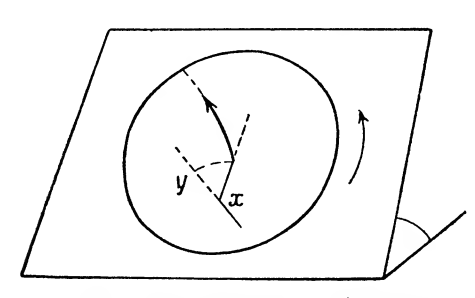


Рис. 48. Геоменотаксис. Объяснение дано в тексте. (По Прехту, 1943.)

Геоменотаксисом (Прехт, 1943) называется способность сохранения даже у ослепленного насекомого данного направления таким образом, чтобы действие силы тяжести оставалось постоянным. Для изучения этого таксиса пользуются специальным приспособлением, изображенным на рис. 48. Насекомое, движущееся в каком-либо направлении, отклоняется на некоторый угол y при повороте диска, производимом в момент достижения им точки x; затем оно снова восстанавливает первоначально взятое направление. Подобное поведение не наблюдается у насекомых, движущихся по горизонтальной плоскости, и его можно сравнить с фотоменотаксисом. Такой реакцией, вероятно, обладают пауки и моллюск *Patella*, которые добираются до мест своего обитания только по наклонной плоскости (Хоминг). Проявление геотропизма может тормозиться, например, стремлением насекомого к пище; палочник, поднявшийся по вертикальному стеблю, вновь спускается вниз, если на вершине его не находит пищи. Подобное же явление наблюдается

и у гусениц ранних стадий развития. Больше того, если этим насекомым во время их поднимания по наклонной плоскости подставить наклоненный книзу стержень, то некоторые особи переходят на последний (т. е. начинают спускаться) и, дойдя до его конца, снова поднимаются вверх; в данном случае проявляется реакция на контактное раздражение, которая временно подавляет отрицательный геотропизм. Подобным же образом возможно торможение и других реакций, например манежных движений у плавунца, лишенного половины мозга. Гусеницы перед началом окукливания (Гётц, 1936) стремятся взобраться на поверхности, наклоненные к горизонтали более чем на 45°; впрочем гусеницы почти всех видов насекомых во время остальных стадий развития обладают отрицательным геотропизмом. Гусеницы, метаморфоз которых происходит в земле, на это время приобретают положительный геотропизм. У пчелиного роя проявляется очень четкий отрицательный геотропизм. Если рой поместить в клетку со ступенчатыми стенками (Зендлер, 1940), то рой закрепляется всегда на самой верхней ступеньке, даже в том случае, если высота ее не превышает 2 *см*; при этом поведение всех пчел совершенно одинаково. Для проявления отрицательного геотропизма нет необходимости в присутствии матки (см. ниже).

ГИГРОТРОПИЗМ

Гигротропизм у насекомых обычно изучают путем помещения их под тонкую металлическую крышку кристаллизатора, содержащего растворы серной кислоты или едкого кали различных концентраций, причем предварительно определяют степень влажности воздуха над этими растворами. Сначала насекомые движутся в неопределенных направлениях, а затем вследствие проявления клинокинезиса останавливаются в месте предпочитаемой ими влажности. Иногда удобнее пользоваться камерой с двумя отделениями, влажность воздуха в которых различна; насекомые собираются в том отделении, где влажность воздуха ближе к предпочитаемой (Гэнн). До настоящего времени известны два основных типа реакций на влажность.

1. Тип *Agriotes*; чувствительность к дефициту влажности. Личинки *Agriotes*, у которых гигротропизм проявляется очень активно, направляются к камере с большей влажностью, особенно если последняя близка к точке насыщения, причем они реагируют на различие влажности в 7,5%. При незначительной влажности гигротропизм проявляется слабо или же вообще не проявляется. Создается впечатление, что реакция насекомого обусловливается дефицитом влажности, а не относительной влажностью, и, следовательно, органы, чувствительные к влажности, функционируют как эвапорометры, а не как гигрометры.

Подобные «эвапороскопы», повидимому, расположены главным образом на голове, антеннах и щупиках насекомого. Наблюдаемые у насекомых других видов, например у комаров, органы, функционирующие подобно истинным гигрометрам, у *Agriotes*, повидимому, совершенно отсутствуют. Ориентация насекомого осуществляется двумя путями: путем ортокинеза—личинки более активны в сухой, чем во влажной атмосфере, и путем клинотаксиса (?)—личинки начинают пятиться назад при попытке принудить их направиться к месту меньшей влажности.

Однако обнаружить проявление истинного тропотаксиса не удалось. Отсутствие реакции в атмосфере незначительной влажности объясняется сильной активностью личинок в этих условиях; этот *гигрокинез*, повидимому, обусловливается потерей воды в головных придатках; насекомое отступает от участков с атмосферой пониженной влажности вследствие того, что в этих условиях происходит внезапное усиление испарения (Лис, 1943).

Ptinus, так же как и *Tenebrio*, избирает сухие места, но в пределах 75—90% влажности ответные реакции прекращаются (Бентли, 1944).

2. Тип *Tenebrio molitor*; чувствительность к относительной влажности. Совсем иначе реагирует на влажность *Tenebrio molitor*. В отличие от *Agriotes*, эти насекомые собираются в наиболее сухих местах. Если предоставляемая им на выбор влажность не превышает 70%, то они отвечают довольно четкой реакцией. Интенсивность последней быстро возрастает при приближении влажности к точке насыщения. Количественное различие между двумя степенями влажности не имеет значения. В данном случае реакция зависит от степени относительной влажности, а не от ее дефицита. Следовательно, чувствительные органы *Tenebrio* (расположенные не на пальпах, а на члениках антенн) функционируют скорее наподобие гигрометра, чем эвапорометра. Исследования по изменению веса кутикулы *Tenebrio* в атмосфере различной влажности показали, что кутикула этого насекомого очень гигроскопична; построенная на основании этих данных кривая поразительно напоминает кривую реакции самого насекомого. Для проявления гигротаксиса необходимо наличие определенного числа члеников антенн (по крайней мере, четырех на каждой антенне; трех недостаточно), а следовательно, и определенного числа сенсилл, хотя нам и неизвестно, при раздражении какого именно типа сенсилл возникает данный таксис.

Что касается механизма реакции, то она, повидимому (так же как и реакция *Agriotes*), представляет собой клинотаксис. При удалении одной антенны не возникает ни тропотаксиса, ни манежных движений (Гэнн и Пилоу, 1940).

ХИМИОТРОПИЗМ

Так как эта проблема имеет огромное экономическое значение, мы разберем ее более подробно. При проявлении химиотропизма *ориентация* тела насекомого часто бывает малозаметной и вначале наблюдается проявление клинотаксиса. Как только насекомые почувствуют раздражающий запах, они впадают в состояние общего возбуждения и начинают бегать в различных направлениях, описывая многочисленные беспорядочные кривые (*Habrobracon*—Мурр, 1930; *Drosophila*—Флюгге, 1943). Оказавшись на расстоянии нескольких сантиметров от источника запаха, они направляются к нему по прямой линии. Отсутствие четкой ориентации приводит к более или менее полному отсутствию манежных движений. Известно, что у насекомых, обладающих фототропизмом, покрывание лаком одного глаза вызывает манежные движения различной продолжительности, направленные в сторону нормального глаза. При наличии же химиотропизма подобные движения появляются крайне редко. Они наблюдаются у самца тутового шелкопряда, лишенного одной антенны, который, направляясь к самке, описывает широкую спираль (Келлог, 1907); жуки навозники при удалении одной антенны подобным же образом приближаются к навозу, служащему им пищей. Однако чаще всего насекомые, лишенные одной антенны, устремляются к привлекающему их запаху с такой же быстротой и уверенностью, как и нормальные особи. Их перемещение не отличается от обычного; согласно данным Флюгге (1943), дрозофилы движутся со скоростью 1,1 *см/сек* в струе воздуха, лишенного запаха, и 33 *см/сек*—в струе ароматного воздуха. Закономерности движения насекомых по направлению к источнику запаха при проявлении химиотаксиса до настоящего времени недостаточно исследованы.

Совершенно особым случаем является *ориентация по следу*; наиболее известным примером могут служить муравьи, некоторые виды которых, руководствуясь запахом, способны пройти несколько десятков метров по следам, оставленным их собратьями; при желании их можно направить по новому следу, нанесенному кисточкой, смоченной муравьиной кислотой. По мнению

Бетэ, Фореля и других, запах «ориентирован» определенным образом и имеет «правую» и «левую» стороны, различаемые муравьями.

Вкратце напомним известные опыты Бетэ. На муравьиной тропе помещают одну за другой три дощечки *А*, *Б* и *В*. После того как муравьи проходили по ним в течение нескольких часов, дощечку *А* перемещают на место *В*, что не оказывает никакого влияния на поведение насекомых. Если же дощечку *А* просто перевернуть передним концом назад, то муравьи совершенно дезориентируются и долго медлят перед противоположным концом дощечки. Следовательно, согласно мнению упомянутых авторов, можно считать, что запах ориентирован определенным образом и беспокойство насекомых вызвано тем обстоятельством, что «правая сторона» запаха оказалась слева, и наоборот. Однако подобному заключению противоречит следующий простой факт; по этой дощечке муравьи проходили множество раз в противоположных направлениях, и она должна быть покрыта бесконечным числом испускающих запах переплетающихся следов, идущих в обоих направлениях. Представляется маловероятным, чтобы среди этой путаницы следов муравьи могли обнаружить определенную ориентацию запаха. Для этого необходимо, чтобы все насекомые придерживались определенной стороны дощечки при движении как в одном, так и в другом направлении, чего, однако, в действительности не происходит. Следует отметить, что *Dendrolasius* особенно чувствительны к разрыву следов и приходят в замешательство в равной мере как при перемещении, так и при перевертывании дощечки, так как и в том и в другом случае следы прерываются у ее края (Шовен). Наездник *Habrobracon juglandis* также следует по пути гусеницы *Ephestia*, но не придерживается точно ее следов, а описывает зигзаги, подобно инфузориям (Дженнингс), отыскивающим путь при помощи «проб и ошибок». Добавим, что *Habrobracon* способен найти даже гусениц, подвешенных на паутинке и, следовательно, не оставивших никаких следов.

По сообщению Войтусяка (1932), только что вылупившиеся гусеницы капустницы (*Pieris brassicae*), живущие группами, расходясь, оставляют пахучий след, который легко позволяет отдельным гусеницам найти всю группу.

Можно различать следующие виды проявления химиотропизма: 1) привлечение друг к другу животных разных полов одного вида; 2) привлечение паразита хозяином; 3) бесчисленные тропизмы, проявляющиеся в стремлении насекомого к растениям или продуктам распада, служащим ему пищей, и 4) к месту, подходящему для кладки яиц.

Метод исследования химиотропизмов. Обонятельные химиотропизмы обычно исследуются при помощи *ольфактометров* различных типов, причем число последних так велико, что почти для каждого рода исследуемого животного и, если можно так выразиться, для каждого рода проблемы существует специальный прибор. Само собой разумеется, что для исследования обонятельных и вкусовых химиотропизмов применяют совершенно различные методы и приборы.

Вкусовые химиотропизмы. Наиболее распространенный из используемых методов исследования вкусовых химиотропизмов заключается в следующем: сначала насекомому дают полностью удовлетворить жажду, а затем предлагают ему чрезвычайно слабый раствор исследуемого вещества и отмечают характер реакции насекомого (чаще всего вытягивание или сжимание ротовых придатков). Отталкивающие вещества часто дают в смеси с веществами, обычно привлекающими насекомых, и затем отмечают изменение порога реакции на действие последних. Можно также измерять *количество* поглощенного вещества; пчелы поглощают значительно меньшее количество сахарного сиропа, если к нему добавлен хлористый натрий, концентрация которого

даже ниже пороговой. Довольно удовлетворительные результаты получаются также при определении *продолжительности* поглощения пищи. Попытки регистрации токов действия во вкусовых нервах, чувствительные окончания которых раздражаются исследуемым веществом (Детьер, 1941, 1947), до настоящего времени были мало успешны, тогда как подобные же опыты на позвоночных животных давали вполне удовлетворительные результаты.

Реакция насекомого на запах может изменяться с возрастом; через 3,5 дня после второй линьки запах аммиака перестает привлекать личинок комнатной мухи (Болуиг, 1946).

Самка наездника *Pimpla ruficollis* в раннем возрасте (с незрелыми яичниками) привлекается запахом зонтичных растений; а спустя 3—4 недели, когда ее яичники созревают, привлекается запахом кедрового масла, который ранее действовал отталкивающим образом (Торпе, 1938). Реакция насекомого зависит также от пола. Самцы и самки дрозофилы привлекаются этанолом и уксусной кислотой различных концентраций (Рид, 1938).

Следует также отметить, что для проявления реакции некоторое значение имеют естественные или экспериментальные условия среды; дальше мы увидим, что при содержании личинок дрозофил в особых условиях у взрослых особей появляется положительная реакция на запах перечной мяты.

Характер реакции на *вкусовые* раздражения часто меняется вследствие «*привыкания*» к последним; например, не следует начинать опыт с применения сильно концентрированных растворов, так как после них насекомые в течение довольно продолжительного времени не реагируют па растворы других концентраций. Пчелы, обильно снабжаемые нектаром, отказываются от сахарного раствора, который жадно поедают голодные рабочие пчелы. Возраст, повидимому, не влияет на вкусовые ощущения (по крайней мере, согласно данным того небольшого числа наблюдений, которыми мы располагаем в настоящее время). Иммобилизация насекомого путем закрепления крыльев пинцетом нарушает реакции более чем на 24 часа. Для проявления реакций на вкусовые раздражения наибольшее значение имеет состояние питания. Голодание может изменить привычки насекомого; например, плавунца можно таким образом заставить поедать мясо, пропитанное хинином, от которого он отказывается в нормальном состоянии. При голодании обычно резко понижается порог реакции как на привлекающие, так и на отталкивающие вещества; но это не является общим правилом. Действие *света*, *температуры*, *влажности*, *пола*, *отсутствия* или *наличия запаха* и даже *удаление органов обоняния*, повидимому, заметным образом не меняют порога вкусовой реакции.

Половой хемиотропизм. Бегло рассмотрим описанное Келлогом (1907) поведение только что вылупившейся бабочки *Bombyx mori*: самка сидит совершенно неподвижно, в то время как на конце ее брюшка выдвигаются две пахучие железы. При выделении секрета этих желез окружающие самку самцы приходят в состояние крайнего возбуждения и, шевеля антеннами, направляются к самке, с которой немедленно копулируют. Непосредственно после этого акта пахучие железы втягиваются обратно в брюшко. Если отделить эти железы и поместить их рядом с самкой, то самцы устремляются к ним, пытаясь приступить к копуляции и не обращая никакого внимания на самку. Однако обонятельные раздражения служат только для обнаружения самки, а копуляция вызывается преимущественно тактильными раздражениями, и случайно столкнувшиеся самцы легкоко пулируют друг с другом. Это явление наблюдается не у всех видов бабочек; самцы других видов спариваются только с самцами, уже копулировавшими с самками,—факт, доказывающий, что на теле самцов остается запах самки и что их половое поведение в основном определяется обонятельными раздражениями. Секрет

пахучих желез *Bombyx mori* растворим в липоидах и не содержит азота, а лишь углерод, кислород и водород. Приближение палочки, смоченной разведенным раствором этого вещества, приводит самцов *Bombyx mori* в состояние крайнего возбуждения (Бутенандт, 1939).

У Plodia interpunctella привлекающие пахучие железы находятся в гиподерме покровов между 8-м и 9-м члениками. Эти железы, повидимому, не имеют выводных протоков, и их секрет, очевидно, выделяется непосредственно через кутикулу. Он представляет собой летучий газ, который тяжелее воздуха и крайне нестоек: при комнатной температуре (20—25°) разрушается примерно за 9 мин., при температуре —12° сохраняется около 1—2 час. (Барт, 1938).

У самцов *Callosamia promethea* (Майер, 1940), психеи *Orgyia* (Фрейллинг, 1909), наездника *Habrobracon* (Мурр, 1939) и хрущака *Tenebrio* (Валентайн, 1931) также проявляется половой химиотропизм, подобный описанному у *Bombyx mori*. Привлекающие запахи самок могут действовать на особей другого пола на расстоянии многих километров (у *Arctias selene* на расстоянии 11 *км*—Мель, 1922) и, следовательно, оказывают действие в разведениях, не поддающихся воображению. Несмотря на это, самцы, согласно наблюдениям Лабоннефона, способны точно определять местоположение источника запаха. К находившейся в лаборатории этого автора самке бабочки большого ночного павлина слетелось такое число самцов, что автор, потеряв терпение, вынужден был закрыть окно. (Число привлекаемых самцов действительно может быть чрезвычайно значительным; при наличии только одной самки удавалось за одну ночь собрать 125 самцов того же вида, встречающегося довольно редко.)

Несколько минут спустя Лабоннефон услышал шорох и обнаружил самцов в находившейся в этой же комнате старой печке, в которую они проникли через дымоход.

Добавим, что сосуд, в котором содержалась самка, привлекает самцов в такой же мере, как и она сама, и что этот запах не всегда специфичен. Тот факт, что особи *Achroea* и *Galleria* свободно копулируют с *Ephestia* и *Plodia*, доказывает, что самки этих видов насекомых испускают одинаковый запах.

Явление привлечения самцов запахом самки пытались использовать для борьбы с паразитами; самку *Lymantria* помещали под лист липкой бумаги, к которой и прилипало большое число прилетавших самцов. Подобным методом удавалось привлечь гораздо большее число самцов *Clysia ambiguella*, чем обычными приманками (Гётц, 1941).

Наконец, самцы также иногда обладают пахучими железами, влияние которых на самку еще мало изучено (*Ephestia*—Дилкинс, 1936; *Blattella*).

Химиотропизм у паразитов. Случаи этого вида химиотропизма многочисленны и хорошо известны, но почти не исследованы экспериментально. Наездник *Habrobracon* находит свою жертву (*Ephestia*) по ее следам, причем, как мы уже отмечали, он не следует точно по ее пути, но отклоняется то вправо, то влево. Приблизившись к *Ephestia* на расстояние нескольких сантиметров, *Habrobracon* направляется непосредственно к ней. Следовательно, *Habrobracon* ориентируется, по терминологии Кюна, сначала путем фоботаксиса, а затем тропотаксиса.

Nemeritis canescens, воспитывавшиеся на *Ephestia* и затем после вылупления перенесенные на *Meliphora grisella*, во взрослом состоянии избирают последнего в качестве хозяина. Такой необычайный для этого вида выбор хозяина не передается за пределы одной генерации, а только от личинки взрослому насекомому, причем *Nemeritis canescens* начинает привлекать запах *Meliphora* (Торпе, 1930).

Хемиотропизмы, связанные с поисками пищи и откладкой яиц. Лучше всего изучены хемиотропизмы, имеющие наибольшее практическое значение и проявляющиеся в привлечении насекомого растениями или разлагающимися веществами, служащими им пищей. Одним из хорошо известных хемиотропизмов такого рода является привлечение фруктовой мухи *Dacus* цитронелловым маслом. Однако это вещество содержит большое количество различных соединений (гераниол, линалоол, эвгенол, метилгэптенон и т. д.), и, может быть, лишь одно из них и служит специфическим раздражителем, обусловливающим реакцию насекомого. *Dacus zonatus* особенно привлекает запах метилэвгенола, *D. diversus*—изоэвгенола, а *D. ferruginueus*—одновременно обоих веществ. Один эвгенол не привлекает *Dacus*. Повидимому, запах этих веществ является пищевым раздражителем, так как манго, папайа и различные лианы, посещаемые самцами этого вида насекомых, также обладают подобным ароматом; кроме того, раздавленные тела самок не привлекают самцов (Хоулетт, 1915).

Беккер (1942) попытался выяснить, почему самки жука усача (*Hylotrupes bajulus*) откладывают яйца главным образом на ели и сосне и какие вещества их привлекают. Его задача облегчалась тем, что все производные терпентина хорошо известны, и автор, испытывая их один за другим, установил, что привлечение насекомого обусловливается запахом α-пинена и нопинена. Запах карвена или *d*-лимонена (см. схему) также притягивает насекомых этого вида, но в значительно меньшей степени. Однако насекомые реагируют и на вещества, не имеющие никакого отношения к упомянутому выше терпену, как, например, сильвестрен (опыты проводились только на самках).

Эвгенол

$$CH_2=CH-CH_2-C_6H_3\begin{smallmatrix}OCH_3\\ OH\end{smallmatrix} \rightarrow CH_3-CH=CH-C_6H_3\begin{smallmatrix}OCH_3\\ OH\end{smallmatrix}$$

Эвгенол Изоэвгенол

α-Пинен β-Пиненнопинен *d*-Лимонен Сильвестрен

У насекомых других видов, например у жука усача *Ergates faber*, особи обоих полов в равной мере привлекаются запахом пинена (Беккер, 1942). Самки жука *Lyctus* откладывают яйца только на деревья, богатые крахмалом, присутствие которого насекомое способно распознавать (Паркин, 1936). Навозники *Geotrupes* привлекаются к экскрементам животных запахом аммиака, индола и скатола (Варнке, 1931). Пороговой концентрацией является: для аммиака 0,15 *мг/л* воздуха, а для скатола только 0,003 *мг/л*. У *G. sylvaticus* пороговая реакция вызывается 0,003 *мг* индола на 1 *л* воздуха, а у *G. stercorarius*—0,15 *мг/л*. Вещества, привлекающие *Lucilia sericata* и *L. caesar*, всегда содержат аммиак, сероводородные соединения и иногда

индол и скатол. Запах меркаптана и углекислого аммония у этих насекомых стимулирует откладывание яиц. Необходимо только одновременное присутствие обоих этих веществ, так как каждое из них в отдельности не оказывает никакого действия. Если эта смесь содержит сероводород, то концентрацию меркаптана можно уменьшить. Это дает основание предположить, что вещества, привлекающие этих насекомых, образуются в гниющем материале путем расщепления цистина с образованием соединений серы, действие которых добавляется к действию всегда присутствующего углекислого аммония (Крэгг и Ремедж, 1945). *Phormia regina* привлекается к гниющим веществам запахом выделяемого ими этиламина (Штейнер, 1942).

Гусеницы *Papilio ajax* посещают 18 видов зонтичных растений, секретирующих различные эфирные масла, которые удалось выделить и определить (Детьер, 1941). Гусеницы предпочитают масла, содержащие метилнонилкетоны, но не все растения, выделяющие эти вещества, посещаются насекомыми, быть может, вследствие наличия чисто механических помех.

При исследовании хорошо известного привлечения дрозофил спиртом было установлено, что оно обусловливается присутствием в спирте следов метилуксусного эфира (Бэрроус, 1907). Наконец, *Ceratitis capitata* привлекаются запахом керосина, и некоторые агрономы примешивают его к отравляющим приманкам.

Опыты, проведенные на наезднике *Nemeritis canescens* (см. выше), были повторены на дрозофилах. Последние обычно испытывают явное отвращение к запаху перечной мяты, но если ее примешивать к пище личинок, то взрослые насекомые начинают даже предпочитать запах мяты; эта особенность не передается по наследству (Торпе, 1939). По данным Рокура и Трувло (1936), колорадский жук (*Doryphora*) проявляет пищевой хемотропизм по отношению к листьям картофеля; привлекающим их веществом, очевидно, является какой-то углевод, но не соланин (Шовен, 1945). Некоторые особи *Corynetes* и *Necrobia* привлекаются запахом муравьиной и миристиновой кислот (Лепесм, 1939).

Отрицательные химиотропизмы. Несмотря на то, что случаи отрицательного химиотропизма представляют огромный интерес, они чрезвычайно мало изучены; в частности, не установлены вызывающие их вещества. Упомянем лишь об отрицательном химиотропизме *Leptinotarsa* (Бюснель, 1939) по отношению к растению *Solanum demissum* (эта реакция обусловливается присутствием демиссина—особый вид соланина), комаров—по отношению α-пинена (Благовещенский, Брегетова, Мончадский, 1946), саранчи—по отношению вещества, содержащегося в растении *Melia azedarach* (Волконский, 1937). Это вещество растворимо в хлороформе и нерастворимо в петролейном эфире; оно содержится в листьях и плодах *Melia* и отсутствует в их кожуре (Шовен, 1947); очевидно, оно представляет собой углевод маргозин—$C_{28}H_{48}O_{10}$ (Мухамед Кдрат и Куда с сотрудниками, 1940). Многие насекомые проявляют отрицательный химиотропизм по отношению к нафталину или пара-дихлорбензолу (Релстон и Баррет, 1941). Термиты не посещают тиковых и кипарисовых деревьев вследствие содержания в них спиртов сесквитерпенов (Ошима, 1919).

ОРГАНЫ ОБОНЯНИЯ И ВКУСА

Обонятельные химиотропизмы, несомненно, вызываются раздражением антенн, обонятельная функция которых известна с давних времен. При удалении этих придатков самцы бабочек и мучного хрущака (*Tenebrio molitor*) теряют влечение к самкам, наездник *Habrobracon* не преследует *Ephestia*, жуки могильщики не направляются к трупам (Детьер, 1947), а дрозофилы

и навозники—к пищевым веществам. Жуки навозники ощущают запах, источник которого находится на большом расстоянии (10 *см*), при помощи максиллярных щупиков, а на малом расстоянии (3 *см*)—при помощи нижнегубных щупиков (Варнке, 1931). У падальных жуков (*Necrophorus*) и *Silpha* (Детьер, 1947) эти придатки служат для обнаружения добычи на близком расстоянии, а у таракана *Periplaneta* они могут заменять антенны. У *Cynomyia cadaverina* нижняя губа является таким же органом обоняния, как и антенны (Фрингс, 1941). Органы вкуса обычно расположены не только на щупиках, но и внутри и снаружи ротовой полости (см. главу VIII).

ВЕЩЕСТВА, ПРИВЛЕКАЮЩИЕ И ОТТАЛКИВАЮЩИЕ НАСЕКОМЫХ (по Детьеру, 1947)

Привлекающие вещества

Acanthopsyche junodi	Линалоол, гераниол ацетат гераниола
Anastrepha ludens	Пиридин
Anthonomus grandis	Триметиламин, аммиак
Arilus cristatus	Скипидар
Carpocapsa pomonella	Сафрол, анетол, лимонен, цитраль (привлекают главным образом самок). На земле лучшие результаты дают α-этилтолуат, фенилэтилкарбинолбензойная и лимонная кислоты и пропионовый альдегид
Carpophilus dimidiatus	Лауриновая и миристиновая кислоты
Ceratitis capitata	Бензол и гидрозин (привлекают самцев сильнее, чем самок)
Citripestis sagittiferella	Цитраль (привлекает оплодотворенных самок)
Corynus nitida	Капроновая кислота
Creophilus villosus	Скатол
Dacus diversus	Изоэвгенол
Dacus zonatus	Метилэвгенол
Dacus ferrugineus	Изоэвгенол и метилэвгенол
Drosophila	Уксусная кислота, диацетил-, ацетилметилкарбинол, ацетилциклогексан, β-бромэтилацетат, дифенилметан, диоксан
Geotrupes	Скатол, индол, аммиак
Graptolitha molesta	В нисходящем порядке: линалоол, сафрол, цитраль, альдегид анисовой кислоты, анисовая кислота, анетол, фурфурол. Олеиновая и линоленовая кислоты
Limonius canus	
Limonius californicus	Масляная, капроновая, валериановая и молочная кислоты (привлекают главным образом самцов)
Liparis dispar	Аллиламин (наиболее эффективен), этиламин и метиламин (привлекают главным образом самцов)
Lucilia sericata	Метилаллил тиоцианат, этилмеркаптан, амилмеркаптан, скатол, индол, гидрозин карбонат, едкий натр, едкое кали
Lucilia cuprina	Так же как и *L. sericata* привлекается целым рядом веществ: меркаптан, жирные кислоты, серная кислота. Из аминов только триметиламин и изобутиламин
Malacosoma americana	Амигдалин
Musca domestica	Аммиак (привлекает главным образом оплодотворенных самок), масляная и валериановая кислоты

Necrobia rufipes	Лауриновая и миристиновая кислоты
Necrophorus	Скатол
Papilio ajax (гусеницы)	Метилнонилкетоны
Priophorus padi	Амигдалин
Phyllophaga lanceolata	Изоамиламин (привлекает только самцов)
Pieris (гусеницы)	Синигрозид
Popillia japonica	Гераниол
Protoparce sexta	Амилсалицилат (привлекает насекомых сильнее, чем растения, на которых они обитают), бензилбензоат, изоамилбензоат, изоамилсалицилат
Pterandrus rosae	Линалилацетат
Sarcophaga	Скатол
Silvanus advena	Лауриновая и миристиновая кислоты
Stomoxys calcitrans	Валериановая кислота (вызывает кладку яиц)
Synanthedon pictipes	Этилбензоат, кальциевая соль яблочной кислоты ацетальдегид
Synanthedon exitiosa	Фенол, салициловый альдегид, фурфурол. В нисходящем порядке: бисульфит натрия, метиловый эфир коричной кислоты, амилацетат, метилальфенол олеат натрия
Thrips	Бензальдегид, коричный и анисовый альдегиды
Tyrolichus casei	Скатол

Отталкивающие вещества

Carpocapsa	Пиретрины
Graptolitha molesta	Амилацетат, сульфит аммония, фурфурол
Lucilia	Фенхилтиоцинилацетат, соли меди на коже скота
Malacosoma americana	Стеарат меди
Комары	Диметилфталат, 2-фенилциклогексанол+2-нафтол-1,2,3,4-тетрагидроацетилглициновый эфир, 2-фенилциклогексанол+2-нафтол-1,2,3,4-тетрагидрогликолевый эфир, 2-фенилциклогексанол+2-циклогексилциклогексанол
Musca domestica	Ацетат диэтиленгликольмонобутиловый эфир, амилсалицилат, триэтаноламин, бутилмезитилозид, дециловый, индециловый и додициловый спирты, ундецилонитрил, лауронитрил
Popillia japonica	Пропитывание почвы пара-дихлорбензолом препятствует откладке яиц
Scolytides	Нафталин; *орто*-дихлорбензол, монохлорнафталин, пентахлорфенол
Isoptera	Сесквитерпены, пентахлорфенат меди
Tineola	Кремнефторит натрия, аллилтиомочевина, фенилтиомочевина, *орто*-толуилтиомочевина, диксилилгуанидин

ЛИТЕРАТУРА

Adrian A. D., 1931. Potential changes in the isolated nervous system of *Dytiscus marginalis*, *J. Physiol.*, 72, 132—151.

Adrian A. D., 1937. Synchronized reactions in the optic ganglion of *Dytiscus*, *J. Physiol.*, 91, 66—89.

Alverdes F., 1925. Körperstellung und Lokomotion bei Insekten nach Eingriffen am Gehirn, *Biol. Zbl.*, 45, 253—264.

Alverdes F., 1925. *Notonecta* nach einseitiger Blendung, *Biol. Zbl.*, 43, 577—605.

Alverdes F., 1927. Die Raumorientierung der *Cloëon*-Larve, *Z. vergl. Physiol.*, 5 598—666.

Arnhart L., 1923. Das Krallenglied der Honigbiene, *Arch. Bienenk.*, 5, 37—86.
Attila U., 1947. Betrachtung des Flügelschlags bei Insekten an hand eines physikalischen Modells, *Acta Entom. Fenn.*, № 5.
Bacq Z., 1947. L'acétylcholine et l'adrénaline. Leur rôle dans la transmission de l'influx nerveux, Thone, Liége, 2e éd.
Baldus K., 1924. Untersuchungen über Bau und Funktion des Gehirnes der Larve und Imago von Libellen, *Z. wiss. Zool.*, 121, 557—620.
Baldus K., 1927. Untersuchungen zur Analyse der Zwangsbewegungen der Insekten, *Z. vergl. Physiol.*, 6, 99—149.
Baldwin E., Needham D. M., 1933. The phosphorous distribution in resting fly muscles, *J. Physiol.*, 80, 221—237.
Barrows W. S., 1907. The reaction of the pomace fly, *Drosophila ampelophila*, to odorous substances, *J. exper. Zool.*, 4, 515—537.
Barth R., Herkunft, 1938. Wirkung und Eigenschaften des weiblichen Sexualduftstoffes einiger Pyraliden, *Zool. Jarb.*, 58, 297—329.
Becker G., 1942. Zur Sinnerphysiologie des Hausbockkäfers, *Naturwissenschaften*, 233—236.
Bentley E. W., 1944. The biology and behaviour of *Ptinus tectus* Boie (*Coleoptera, Ptinidae*) a pest of stored products. V. Humidity reactions, *J. exper. Biol.*, 20, 152—158.
Bethe A., 1897. Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden, *Pflüger's Arch.*, 68, 449—545.
Bethe A., Woitas E., 1930. Studien über die Plastizität des Nervensystems. II. Coleopteren, Käfer, *Pflüger's Arch.*, 224, 821—835.
Billard G., Bruyant C., 1905. Sur un mode particulier de locomotion de certains *Stenus*, *C. R. Soc. Biol.*, 49, 102.
Binet A., 1894. Contribution à l'étude du système nerveux sousintestinal del Insectes, *J. Anat. Physiol.*, 30, 449—580.
Благовещенский Д. И., Брегетова Н. Г., Мончадский А. С., 1943. Изыскание новых отпугивающих веществ для защиты человека от нападения комаров, *ДАН СССР*, 40, № 3, 135—138.
Bodenheimer F., 1924. Beiträge zur Kenntnis der Kohlschnacke *Tipula oleracea*; anatomie und oekologie der imago, *Z. wiss. Zool.*, 121, 393—441.
Bodenheimer F., 1931. Ueber die Temperaturabhängigkeiten von Insekten. III. Die Beziehungen der Vorzugstemperatur zum Luftfeuchtigkeit der Umgebung, *Z. vergl. Physiol.*, 13, 741—747.
Bordage E., 1905. Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération chez divers Arthropodes, *Bull. Scient. Nord de la France*, 39.
Bozler F., 1925. Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Stirnaugen der Insekten, *Z. vergl. Physiol.*, 3, 145—182.
Brauns A., 1938—1939. Morphologische und physiologische Untersuchungen zum Halterenproblem, *Zool. Jhrb.*, 59, 245—390.
Brecher G., 1929. Beitrag zur Raumorientierung der Schabe *Periplaneta orientalis*, *Z. vergl. Physiol.*, 10, 495—526.
Brown C. R., Hatch M. H., 1933. Orientation and «fright» reactions of whirligig beetles (*Gyrinidae*), *J. comp. Psychol.*, 9, 159—189.
Brun R., 1914. Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im allgemeinen, Jena.
Buddenbrock W., 1937. Grundriss der vergleichende Physiologie, Berlin, Bornträger.
Buddenbrock W., Friedrich H., 1932. Ueber Fallreflexe der Arthropoden, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, 51, 131—148.
Bull L., 1910. Sur les inclinaisons du voile de l'aile des Insectes pendant le vol, *C. R. Acad. Sc.*, 150, 129—131.
Busnel R. G., 1939. Études physiologiques sur le Doryphore, *Leptinotarsa decemlineata*, Thèse Paris, Le François.
Butenandt, 1939. Zur Kenntnis der Sexualstoffe bei Insekten, *Jhrb. Preuss. Wiss.*, 97.
Chadwickm L. E., 1949. Some factors which affect the rate of movements of the wings in *Drosophila*, *Physiol. Zool.*, 12, 151—160.
Chauvin R., 1945. Premiers essais de purification de la substance qui attire le Doryphore vers les feuilles de pommes de terre, *C. R. Acad. Sc.*, 221, 713.
Chauvin R., 1946. Sur la substance qui repousse les sauterelles dans les feuilles de *Melia azedarach*, *C. R. Acad. Sc.*, 222, 412.
Chauvin R., 1948. Sur l'expérience de Bethe, *Année Psych.*, 45—46, 148.
Chauvin R., Cachan P., Vilardebo A., 1948. Sur le thermopreferendum des Insectes, *Physiol. Comp. Oecol.*, № 3.
Chauvin R., Grassé P. P. (не опубликовано).
Child C. M., Young A., 1903. *Arch. Entw. Mech.*, 15, 543—602.
Clark L. B., 1928. Adaptation versus experience as an explanation of modifications in certain types of behavior (circus movements in *Notonecta*), *J. exper. Zool.*, 51, 37—50.

Clark L. B., 1933. Modifications in circus movements in insects, *J. exper. Zool.*, **66**, 311—333.
Contejean C., 1899. Sur l'autotomie chez la sauterelle et le lézard, *C. R. Acad. Sc.*, **111**, 611—614.
Corteggiani E., Serfaty A., 1939. Acétylcholine et cholinestérase chez les Insectes et les Arachnides, *C. R. Soc. Biol.*, **131**, 1124—1126.
Cragg J. B., Ramage G. R., 1945. Chemotropic studies on the blowflies *Lucilia sericata* and *L. caesar*, *Parasitology*, **36**, 168—175.
Cremer E., 1934. Anatomische, reizphysiologische und histologische Untersuchungen an der imaginalen und larvalen Flugmuskulatur der Odonaten, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **54**, 191—223.
Crozier W. J., 1927. Geotropic orientation of young rats, *J. gener. Physiol.*, **10**, 257—269,, 519—524.
Dahl F., 1885. Die Fussdrüsen der Insekten, *Arch. Mikr. Anat.*, 25, 236—263.
Dethier V. G., 1941. Chemical factors determining the choice of food by *Papilio* larvae, *Am. Natur.*, № 75.
Dethier V. G., 1947. Chemical Insect Attractants and Repellents, Philadelphia, Blakiston.
Dewitz H., 1884. Ueber die Fortbewegung der Tiere an senkiechtenglatten Flächen vermittelst einer Sekret, *Pflüger's Arch.*, **93**, 440—481.
Дьяконов А. М., 1936. Contribution to the knowledge of fly reflexe andstatic sense in *P. americana*, *Arch. Néerl. Physiol.*, **21**, 104—129.
Dickins G. R., 1936. *Trans. Entom. Soc. Lnd.*, 85, 331—362.
Dolley W. L., Wierda J. L., 1929. Relative sensibility to light of different parts of the compound eye in *Eristalis tenax*, *J. exper. Zool.*, **53**, 129—139.
Dotterweich H., 1927. Beiträge zur Nervenphysiologie der Insekten, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **44**, 399.
Dugès; см. Marchal, Dictionnaire de Physiologie de Ch. Richet.
Eggers F., 1914. Zur Kenntnis der antennalen stiftführenden Sinnesorgane der Insekten, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 2, 259—349.
Fankhauser G., Reik L. E., 1935. Experiments on the case building of the caddis fly larva *Neuronia postica*, *Physiol*, *Zool.*, 8, 337—359.
Flügge C., 1934. Geruchliche Raumorientierung von *Drosophila melanogaster*, *Z. vergl. Physiol.*, **20**, 463—500. .
Forel A., 1910. Das Sinnesleben der Insekten, Münich.
Fraenkel G., 1932. Die Flugreflexe der Insekten ihre Koordination, *Z. vergl. Physiol.*, **16**, 371.
Fraenkel G., Gunn D. F., 1940. The orientation of animals. Kineses, Taxis and Compass-reactions, Clarendon Press, Oxford.
Fraenkel G., Pringle J. W. S., 1938. Halteres of flies as gyroscopic organs of equilibrium, *Nature*, **141**, 919—920.
Frederico H., 1928. La chronaxie des muscles des Insectes, *Bull. Acad. Belg. Cl. Sc.*, **14**, 517—523.
Freiling H. H., 1909. Duftorgane des weiblichen Schmetterlings nebst Beitrag zur Kenntnis der Sinnesorgane auf der Schmetterlingsflügel und der Duftpinsel der Männchen von *Danais* und *Euploea*, *Z. wiss. Zool.*, **92**, 210—290.
Frings H., 1941. The loci of the olfactory sense organs in the blow-fly *Cynomyia cadaverina*, *J. exper. Zool.*, 88, 65—93.
Garrey W. E., 1918. Proof of the muscle tension theory of heliotropism, *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **3**, 602—609.
Geist, 1928. The heat sensitive areas of certain grasshoppers, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **21**, 614—618.
Gillett J. D., Wigglesworth V. B., 1934. The function of the antennae in *Rhodnius prolixus* and the mechanism of orientation to the host, *J. exper. Biol.*, **11**, 120—139.
Godelmann, 1901. Beiträge zur Kenntnis von *Bacillus rossii*, *Arch. Entw. Mech.*, **12**.
Godglück V., 1935. Umdrehbewegungen und Lichtreaktionen der katalptischen *Neides tipularius*, *Biol. Zbl.*, 55, 187—197.
Götz B., 1936. Beitrag zur Analyse des Verhaltens der Schmetterkingsraupen beim Aufsuchen des Futters und des Verpuppungsplatzes, *Z. vergl. Physiol.*, 23, 429—503.
Götz B., 1941. Die Sexualduftstoffe als Bekämpfungsmittel gegen Traubenwickler im Freiland, *Wein und Rebe*, **23**, 75—89.
Graber V., 1883. *Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien*, Abt. 1, **87**, 201—236.
Graber V., 1884. Ueber der Mechanik der Insektenkörpers, *Biol. Zbl.*, **4**, 650—670.
Grison P., 1942. Effet kinétique de la lumière et de son intensité sur quelques Chrysomélides à l'état d'insectes parfaits, *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 22 déc.
Gunn D. L., 1934. The temperature and humidity relations of the cockroach, *Blatta orientalis*. II. Temperature preferences, *Z. vergl. Physiol.*, **20**, 417—425.
Gunn D. L., 1936. The temperature... III., *J. exper. Biol.*, 185—190.

Gunn D. L., Hopf H. S., 1942. The biology and behaviour of *Ptinus tectus* (*Coleoptera, Ptinidae*) a pest of stored products, *J. exper. Biol.*, 18, 278—289.
Gunn D. L., Pielou D. P., 1940. The humidity behavior of the mealworm *Tene brio molitor*, III. The mechanism of the reaction, *J. exper. Biol.*, **17**, 307—316.
Hannes F., 1926. Ueber die verschiedenen Arten der Lernens der Honigbiene und der Insekten überhaupt, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **47**, 89—150.
Heidermanns C., 1931. Reizphysiologische Untersuchungen an der Flugmuskulatur von *Aeschna caerulea*, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **47**, 89—150.
Heller J., 1936. Les composés phosphoriques chez la nymphe et le papillon de *Deilephila euphorbiae*, *C. R. Soc. Biol.*, **121**, 414—416.
Herter K., 1923. Untersuchungen über den Temperatursinn in der Feuerwanze *Pyrrhocoris apterus*, *Biol. Zbl.*, **43**, 37.
Herter K., 1923. Untersuchungen über den Temperatursinn der Hausgrille, *Acheta domestica*, und der roten Waldameise *Formica rufa*, *Biol. Zbl.*, **43**, 282—286.
Herter K., 1924. *Z. vergl. Physiol.*, **1**, 221—288.
Hertz M., 1934. Zur Physiologie der Formen und Bewegungsehens, *Z. vergl. Physiol.*, **20**, 430—449.
Hoffmann R. W., 1933. Zur Analyse des Reflexgeschehens bei *Blatta orientalis*, *Z. vergl. Physiol.*, **18**, 740—795.
Hollick F. S. J., 1940. The flight of the dipterous fly, *Muscina stabulans*, *Philos. R. Soc. Trans.*, **230**, 357—390.
Holmes S. J., 1911. The reactions of mosquitos to light in different periods of their life history, *J. anim. Behav.*, **1**, 29—32.
Homp R., 1939. Wärmeorientierung von *Pediculus vestimenti*, *Z. vergl. Physiol.*, **26**, 1—34.
von Holst E., 1934. Motorische und tonische Erregung und ihre Bahnenverlauf bei Lepidopterenlarven, *Z. vergl. Physiol.*, **21**, 395—414.
von Holst E., 1943. Untersuchungen über Elugbiophysik, *Biol. Zbl.*, **63**, 289—326.
Howlett, 1915. Chemical reactions of fruit flies, *Bull. entom. Res.*, **6**, 297.
Hundertmark A., 1937. Das Segmentunterscheidungsvermögen der Eiraupen der Nonne, *Lymantria monacha*, *Z. vergl. Physiol.*, **24**, 563—582.
Jack Z. W., Williams W. L., 1937. *Bull. entom. Res.*, **28**, 499—503.
Jager H., 1932. Untersuchungen über die geotaktischen Reaktionen verschiedener Evertebraten auf schiefer Ebene, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **51**, 289—3 0.
Kahn R. H., 1916. *Pflüger's Arch.*, **165**, 285—336.
Kalmus H. Z., 1937. Photohototaxis, ein neue Reaktionsart gefunden an den Eilarven von *Dixippus*, *Z. vergl. Physiol.*, **24**, 644—655.
Kellogg V., 1907. Some silkworm moth reflexes, *Biol. Bull.*, **12**, 152—154.
Kellogg W. N., 1938. An electric view of some theories of learning, *Psych. Rev.*, **45**, 165—184.
von Kennel V., Eggers F., 1933. Die abdominalen Tympanorganen der Lepidopteren, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, **57**, 1—104.
Kopec S., 1918. *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **36**, 453—502.
Kraemer F. K., 1932. Reizphysiologische Untersuchungen an Coleopterenmuskulatur, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **51**, 321—396.
Krogh A., Zeuthen E., 1941. The mechanism of flight preparation in some insects, *J. exper. Biol.*, **18**, 1—10.
Kühn A., 1929. Phototropismus und phototaxis der tiere, *Hdb.*, *Norm. Pathol. Physiol.*, *Bethe.*
Lammert A., 1925. Ueber Pigmentwanderung im Punktauge des Insekten. Sowie Überlicht und Schwerkraftreaktionen von Schmetterlingsraupen, *Z. vergl. Physiol.*, 3, 225—278.
Lang J., 1932. Die Stimulation des Bewegungsreflexes bei dekapitierten *Carausius morosus* und *Tenebrio molitor* durch Temperaturerreizung der Tarsalglieder, *Biol. Zbl.*, **52**, 582—584.
Lees A. D., 1943. On the behaviour of wireworms of the genus *Agriotes* (*Coleoptera, Elateridae*). I. Reactions to humidity, *J. exper. Biol.*, **29**, 43—53.
Lefeuvre C. H., 1899—1900. Étude myographique de la contraction musculaire chez l'insecte, *Thèse Paris*, № 85.
Lepesme R., 1939. Sur le régime et l'importance de quelques Corynetidae, *Rev. Fr. Entom.*, **6**, 17—20.
De Lerma B., 1932. Osservazioni sui corpora allata del *Gryllotalpa*, *Arch. Zool. Ital.*, **17**, 417—433.
Loeb J., 1918. Forced movements, tropisms and animal conduct, Philadelphia.
Lüdtke H., 1935. Funktion waagerecht liegender Augenteile Rückensschwimmer, *Z. vergl. Physiol.*, **22**, 67—118.
Lüdtke H., 1939. Die Bedeutung waagerecht liegender Augenteile für die photomenotaktische Orientierung der Rückenschwimmer, *Z. vergl. Physiol.*, 22, 162.
Lüdtke H., 1942. Sinnesphysiologische und Entwicklungsgeschichte an Augen der Rückenschwimmer *Notonecta glauca*, *Biol. Zbl.*, **62**, 220—226.

Ludwig W., 1933. Seitenstetigkeit niederer Tiere in Ein- und Zwelichtversuche (*Lymantria dispar* raupen), *Z. wiss. Zool.*, **144**, 469—495.
Ludwig W., 1934. Seitenstetigkeit. II. Menotaxis als Ursache der Seitenstetigkeit, *Z. wiss. Zool.*, **146**, 193—235.
MacCracken I., 1907. The egg-laying apparatus in the silkworm *Bombyx mori* as a reflex apparatus, *J. comp. Neurab. Psychol.*, **17**, 262—285.
Magnan A., 1934. Le vol des Insectes, Hermann, Paris.
Marchal P., 1906. Physiologie de l'insecte, Dictionn. Physiol. Richet.
Marey U., 1901. La locomotion animale, Paris.
Mast S. O., 1923. Photic orientation in insects with special reference to the fly *Eristalis tenax* and the robber fly *Erax rufibarbis*, *J. exper. Zool.*, **38**, 109—205.
Mast S. O., 1938. *Biol. Rev.*, **13**, 186—244.
Matula J., 1911. Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems bei Insekten, *Pflüger's Arch.*, **138**, 388—456.
Mayer A. G., 1900. On the mating instinct in moths, *Psyche*, **9**, 15—20; *Ann. Nat. hist.*, **5**, 183—190.
Means O. W., 1942. Cholinestérase activity of tissues of adult *Melanoplus differentialis*, *J. cell. a. comp. Physiol.*, **20**, 319—324.
Megusar F., 1907. *Arch. Entw. Mech.*, **25**, 148—234.
Megusår F., 1910. *Arch. Entw. Mech.*, **29**, 499—586.
Mell R., 1922. Biologie und Systematik der südchinesischen Sphingiden, Berlin, Friedländer.
Meyer A. E., 1932. Ueber Helligkeitsreaktionen von *Lepisma saccharina*, *Z. wiss. Zool.*, **142**, 254—312.
Moore A. R., Cole W. H., 1921. *J. gener. Physiol.*, **3**.
Mueller Z. E., 1931. Experimentelle Untersuchungen an Bienen und Ameisen. Ueber die Funktionsweise dêr Stirnocellen, *Z. vergl. Physiol.*, **14**, 348—384.
Muhammad Qdrat IKhuda et coll., 1940. *J. Indian Chem. Soc.*, **17**, 189—194.
Murr L., 1930. Ueber den Geruchssinn der Mehlmottenschlupfwespe *Habrobracon juglandis*, *Z. vergl. Physiol.*, **11**, 210.
Nageotte J., 1944. Le principe d'inertie dans la physiologie sensorielle. Étude sur la balancier des Diptères, *Arch. Zool. exp.*, **83**, 99—111.
Nicholson A. J., 1934. *Bull. entom. Res.*, **25**, 85—99.
Oehmig A., 1939. Zur Frage des Orientierungsmechanismus bei der positiven Phototaxis von Schmetterlingsraupen, *Z. vergl. Physiol.*, **27**, 492.
Oehring W., 1934. Die Helligkeitsreaktionen der *Chronomus*-larve, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **53**, 342—366.
Oshima M., 1919. Formosan Termites and methods of preventing their damage, *Philipp. J. Sc.*, **15**, 319—384.
Parker J. R., 1930. *Univ. Montana Agr. Exp. St.*, 223.
Parkin E. A., 1936. *Ann. appl. Biol.*, **23**, 369—400.
Patrizi M. L., 1892—1893. Sur la contraction des muscles striés et sur les mouvements de *Bombyx mori*, *Arch. Ital. Biol.*, **19**, 177—194.
Patten B. M., 1915. *Am. J. Physiol.*, **38**, 313—338.
Pflugfelder O., 1937. Bau, Entwicklung und Funktion der corpora allata und cardiaca von *Dixippus morosus*, *Z. wiss. Zool.*, **149**, 477—512.
Pieron H., 1907. L'autotomie évasive chez les Orthoptères, *C. R. Soc. Biol.*, **63**, 571—573.
Piéron H., 1941. Psychologie zoologique, Presses Universitaires, Paris.
Plateau F., 1873. L'aile des Insectes, *Journ. Zool.*, **2**, 126—137.
Polimanti O., 1907. *Arch. Ital. Biol.*, **47**, 341—372.
Precht H., 1943. Der Taxisproblem in der Zoologie, *Z. wiss. Zool.*, **156**, 1—128.
Pringle J. W. S., 1930. Proprioception in Insects. A new type of mechanical receptor from the palps of the cockroach, *J. exper. Biol.*, **15**, 101—113.
Pringle J. W. S., 1939. The motor mechanism of the insect leg, *J. exper. Biol.*, **16**, 220—231.
Pringle J. W. S., 1940. The reflex mechanism of the insect leg, *J. exper. Biol.*, **17**, 8—17.
Pumphrey R. J., Rawdon-Smith A. F., 1937. Synaptic transmission of impulses through the last abdominal ganglion of the cockroach, *Proc. R. Soc.*, **B122**, 106—118.
Rabaud E., 1919. L'immobilisation réflexe et l'activité normale des Arthropodes, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **53**, 1—149.
Radl E., 1901. Untersuchungen über die Lichtreaktionen der Arthropoden, *Biol. Zbl.*, **21**, 75—86.
Ralston A. W., Barrett J. P., 1941. Insect repellent activity of fatty acid derivatives, *Oil and Soap*, **18**, 89—91.
Raucourt M., Trouvelot B., 1936. Les principles de la pomme de terre et le Doryphore, *Ann. Epiphyt.*

R e h n E., 1939. Die Innervation der inneren Organe von *Apis mellifica*. Zugleich ein Beitrag zur Frage des sogenannten sympathischen Systems der Insekten, *Z. morph. Oekol. Tiere*, 36, 89—122.
R i j l a n t P. C., 1932. Les manifestations électriques du tonus et des contractions volontaires et réflexes chez les Arthropodes, *C. R. Soc. Biol.*, 2, 631—635.
R i t t e r W., 1911. The flying apparatus of the blow-fly. A contribution to the morphology and physiology of the organs of flight in insects, *Smiths. Misc. Coll.*, 56, 1—76.
R i v n a y E., 1932. Studies on tropisms of the bed-bug, *Cimex lectularius*, *Parasitology*, 24, 121—136.
R o c h F., 1922. Beitrag zur Physiologie der flugmuskulatur der Insekten, *Biol. Zbl.*, 42, 349—364.
R o e d e r K. D., 1935. An experimental analysis of the sexual behaviour of the praying mantis (*Mantis religiosa*), *Biol. Bull.*, 69, 203—220.
R o e d e r K. D., 1937. The control of tonus and locomotor activity in the praying mantis, *J. exper. Zool.*, 76, 353—374.
R o e d e r K. D., 1939. The action of certain drugs on the insect central nervous system, *Biol. Bull.*, 76, 193.
R o e d e r K. D., 1948. The effect of anticholinesterases and related substances on nervous activity in the cockroach, *Bull. John. Hopkins Hosp.*, 83, 587—599.
R o l l e t A., 1891. Untersuchungen über Contraction und Doppelbrechung der quergestreiften Muskelfasern, *Akad. Wiss. Wien Math. Nat. Kl.*, 1891.
R o m b o u t s J. E., 1884. *Zool. Anz.*, 6, 691.
S a s s e E., 1912. *Z. allg. Zool.*, 13, 69—104.
S c h a r r e r B., 1927. *Naturwissenschaften*, 25, 131—138.
S c h a r r e r B., 1941. Neurosecretion. II. Neurosecretory cells in the central nervous system of cockroachs, *J. Comp. Neurol.*, 74, 1, 93—108.
S c h l i e p e r C., 1927. Farbensinn der Tiere und optomotorische Reaktionen, *Z. vergl. Physiol.*, 6, 453—472.
S c h ö n l e i n; см. M a r c h a l, Dictionnaire de Physiologie de Charles Richet.
S c h u l z W., 1931. Die Orientierung der Rückenschwimmer zum Licht und zur Strömung, *Z. vergl. Physiol.*, 14, 392—404.
S c h ü t z e W., 1932. Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Arthropodenmuskulatur, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, 51, 505—546.
S e l l k e K., 1936. Biologische und morphologische Studien an schädlichen Wiesenschnacken, *Z. wiss. Zool.*, 148, 463—555.
S i m m e r m a c h e r G., 1884. Untersuchungen über Haftapparate an Tarsalgliedern der Insekten, *Z. wiss. Zool.*, 40, 481—556.
S i o l i H., 1938. Thermotaxis und Perzeption von Wärmestrahlen bei der Bettwanze *Cimex lectularius*, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, 58, 284—296.
S n o d g r a s s R. E., 1934. The principles of insect morphology, New York.
S o l f V., 1931. Reizphysiologische Untersuchungen an Orthopterenmuskulatur, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, 50, 175—264.
S o t a v a l t a O., 1947. The flight tone (Wing Stroke Frequency) of Insects, *Acta Entom. Fenn.*, № 4.
S t e i n e r G., 1942. Zur quantitativen Analyse tierischer Geruchsreaktionen, *Naturwissenschaften.*
S t e i n i g e r, 1936. Die Biologie der sog. tierischen Hypnosem, *Erg. Biol.*, 13, 393.
S t e l l w a a g F., 1916. Wie Steuern die Insekten während des Fluges, *Biol. Zbl.*, 36, 30—44.
S t r e b e l O., 1932. Beiträge zur Biologie, Oekologie und Physiologie einheimischer Collembollen, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 25, 31—153.
С т р е л ь н и к о в И. Д., 1940. Избирательная способность хлопковой совки в питании и яйцекладке в связи с физиологией органов чувств, *Тр. научн. сессии Ленингр. сельскохоз. ин-та*, 12—21 апреля, стр. 91—94.
S u f f e r t F., 1932. Phänomene visuelle Anpassung, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 26, 147—316.
S z y m a n s k i J. S., 1918. *Pflüger's Arch.*, 170, 1—244.
T e n - C a t e J., 1928. Contribution à la physiologie des ganglions thoraciques des Insectes (*Periplaneta americana*), *Arch. Néerl. Physiol.*, 12, 327—335.
T e n - C a t e J., 1931. *Ergeb. Physiol.*, 33, 137—336.
T e n - C a t e J., 1936. Beiträge zur Innervation der Lokomotionsbewegung der Heuschrecke *Locusta viridissima*, *Arch. Néerl. Physiol.*, 21, 562—566.
T e n - C a t e J., 1940. Quelques remarques à propos de l'innervation des mouvements locomotoires de la Blatte, *Arch. Néerl. Physiol.*, 25, 401—409.
T h o m a s M., 1934. L'immobilisation protectrice. Observations sur *Carausius morosus*, *Bull. Ann. Soc. Entom. Belg.*, 74, 313—325.
T h o m s e n E., Thomsen M., 1937. Ueber das Thermopreferendum der Larven einiger Fliegenarten, *Z. vergl. Physiol.*, 24, 343—381.
T h o r p e W. H., 1938. Further experiments on olfactory conditioning in a parasitic insect. The nature of the conditioning, *Proc. R. Soc.*, B127, 427—433.

Tischler W., 1937. Ein Beitrag zur Formensehen der Insekten, *Zool. Jhrb., allg. Zool.*, 57, 157—202.
Tonner F., 1935. Schwimmreflexe und Zentrenfunktion bei Aeschnalarven, *Z. vergl. Physiol.*, 22, 517—523.
Tonner F., 1938. Halsreflexe und Bewegungssehen bei Arthropoden, *Z. vergl. Physiol.*, 25, 427—454.
Tucolesco J., 1933. La dynamique de la larve de *Tenebrio molitor* et la théorie des tropismes, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 67, 480—614.
von Uexküll J., 1908. Studien über den Tonus. V. Die Libellen, *Z. Biol.*, 50, 168—202.
Urban F., 1932. Der Lauf der entflügelten Honigbiene (*Apis mellifica*) zum Licht und der Einfluss der Eingriffe an Rezeptoren, Zentralnervensystem und Effektoren, *Z. wiss. Zool.*, **140**, 291—355.
Uvarov B. P., 1928. Locusts and grasshoppers, London.
Valentine J. M. J., 1931. The olfactory senses of the adult mealworm beetle, *Tenebrio molitor*, *J. exper. Zool.*, 58, 165—228.
Viaud C., 1938. Le Phototropisme animal, *Publ. Fac. Lettres Univ.*, Strasbourg.
Volkonsky N., 1937. Sur l'action acridifuge des extraits de *Melia azedarach*, *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, 15, 427.
Volkonsky N., 1937. Sur la photoakinèse des Acridiens, *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, 15.
Voss F., 1914. *Verhandl. Dtsch. Zool. Ges.*, **24**, 59—90.
Warnke G., 1931. Experimentelle Untersuchungen über den Geruchsinn von *Geotrupes sylvaticus* und *G. vernalis*. Zugleich ein Beitrag zum Problem der Orientierung der Tiere im Raum, *Z. vergl. Physiol.*, 24, 121—199.
Weber H., 1930. Biologie der Hemipteren, Berlin, Springer.
Weber H., 1939. Biologische Untersuchungen an der Schweinelaus, (*Haematopinus suis*) unter besonderer Berücksichtigung der Sinnesphysiologie, *Z. vergl. Physiol.*, 9, 564—612.
Wense T., 1938. Ueber den Nachweis von Adrenalin in Würmen und Insekten, *Pflüger's Arch.* **241**, 284—288.
West T., 1862. *Trans. Linn. Soc. London*, **23**, 393.
Weyer F., 1935. Ueber drüsenartige Nervenzellen im Gehirn der Honigbiene, *Apis mellifica*, *Zool. Anz.*, **112**, 137—141.
Weyrauch W. K., 1929. Sinnesphysiologische Studie an der Imago von *Forficula auricularia* auf ökologische Grundlage, *Z. vergl. Physiol.*, **10**, 665—675.
Weyrauch W. K., 1930. Putzreflexe; ein nervenphysiologische Studie, I, *Zool. Jhrb., allg. Zool.*, **47**, 1—28.
Weyrauch W. K., 1930. Untersuchungen und Gedanken zur Lichtorierung der Arthropoden, *Zool. Jhrb. allg. Zool.*, **47**, 291—428.
Weyrauch W. K., 1930. Die hypnose bei *Forficula auricularia*. IV. Beitrag zur Mneme, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **15**, 106—155.
Wigglesworth V. B., 1941. The sensory physiology of the human louse, *Pediculus humanis corporis* de Geer (*Anoplura*), *Parasitology*, **33**, 67—109.
Wigglesworth V. B., Gillett J. D., 1934. The functions of the antennae **in** *Rhodnius prolixus* (*Hemiptera*) and the mechanism of orientation to the host, *J. exper. Biol.*, **11**, 120—139.
Wigglesworth V. B., Gillett J. D., 1934. The functions of antennae **in** *Rhodnius prolixus*; confirmatory experiments, *J. exper. Biol.*, **11**, 408.
Williams C. M., Barness L. A., Sawyer W. H., The utilization of glycogen by flies during flight and the physiological ageing of *Drosophila*, *Biol. Bull.*, **84**, 263—272.
Williams C. M., Reed S. C., 1944. Physiological effects of the genes: the flight of *Drosophila* considered in relation to gene mutations, *Am. Natur.*, 78, 214—223.
Wojtusiak R. J., 1937. *Biol. Abstr.*, 6, 24, 933.
Wolf E., 1931. Sehschärfeprüfung am Bienen im Freilandversuch, *L. vergl. Phisiol.*, **14**, 476—762.
Yersin, 1857. Recherches sur les fonctions du systéme nerveux chez les animaux articulès, *Bull. Soc. Vaudoise Sc. Nat.*, 5.
Zeiser T., 1939. Die Aufhebung der Manegebewegung durch Photomenotaxis und negative Geotaxis beim Gelbrandschwimmer *Dytiscus*, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **53**, 501—520.

Глава VIII

ОРГАНЫ ЧУВСТВ. ПСИХИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

ЗРЕНИЕ. СЛОЖНЫЕ ГЛАЗА

Сложные глаза являются главными органами зрения насекомых. На поверхности каждого из составляющих их отдельных зрительных элементов находится маленький хрусталик, или *роговица*, представляющая собой участок прозрачной кутикулы. Под роговицей лежат прозрачное конусовидное тело—*кристаллический конус*, окруженный воспринимающими клетками, и *ретинула*, состоящая из семи сильно вытянутых пигментных клеток, сгруппированных вокруг зрительной палочки, или *рабдома*, и связанных (каждая в отдельности) с аксонами нейронов. Эти клеточные образования окружены футляром из пигментных клеток: *первичных клеток радужины*, лежащих вокруг кристаллического конуса, и *вторичных клеток радужины*, которые покрывают ретинулу и первичные клетки радужины. Совокупность преломляющего аппарата и воспринимающего чувствительного органа называется *омматидием*, а совокупность рецепторов—*ретиной*, или *сетчаткой*, хотя этот орган, за исключением аналогичной функции, не имеет ничего общего с сетчаткой позвоночных животных.

Проксимальные концы омматидиев покоятся на базальной мембране, через которую проходят нервы и трахеи. Каждый омматидий отбрасывает изображения только части предмета. Общее изображение предмета слагается из таких отдельных фрагментарных изображений (мозаичная теория Мюллера, 1829); следовательно, чем многочисленнее омматидии, тем четче и определеннее общее изображение предмета. До ретинулы доходят только лучи, перпендикулярно падающие на поверхность глаза, косые лучи поглощаются пигментными клетками.

ОПТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЗРЕНИЯ

Роговица и кристаллический конус обладают слоистым строением и представляют собой как бы ряд конусов или цилиндров, вставленных друг в друга и обращенных вершинами к сетчатке глаза. Показатель преломления этой совокупности конусов максимален у оси и постепенно уменьшается к периферии. Световой луч, косо падающий на поверхность этой оптической системы, попадает на ее наружные, слабо преломляющие слои и проходит почти у границ последних так, что угол, образуемый им с центральной осью цилиндра, постепенно уменьшается. Проходя далее через более сильно преломляющие слои цилиндров, луч подвергается полному внутреннему отражению и, наконец, выходит из этой системы в точке y (рис. 49).

Наблюдается два типа прохождения лучей, зависящие от длины цилиндра:

1) когда длина цилиндра равна его фокусному расстоянию, т. е., иначе говоря, когда его фокус лежит у основания ретинулы, обратное изображение предмета получается позади ее;

2) когда длина цилиндра вдвое больше фокусного расстояния, обратное изображение бесконечно удаленного предмета получается в плоскости z—y

(Экснер, 1891; Маршаль, 1910). В задней половине цилиндра ход лучей симметричен их пути в передней половине его, и они выходят из цилиндра с той же стороны и под тем же углом к центральной оси, под которым они вошли. Следовательно, позади цилиндра получается прямое изображение предмета.

Аппозиционное зрение. У большинства дневных насекомых (перепончатокрылых, двукрылых, стрекоз и многих дневных чешуекрылых) кристаллический конус у вершины окружен пигментными клетками и до ретинулы, которая находится непосредственно за кристаллическим конусом, доходит лишь узкий пучок лучей. На сетчатке отдельного омматидия получатся обратное изображение лишь незначительного участка поля зрения. Такое изображение получается у насекомых, у которых длина светопреломляющего конуса равна его фокусному расстоянию. Однако обратные изображения, образующиеся в отдельных омматидиях, так малы, что фактически воспринимаются лишь как световые точки, совокупность которых и дает прямое изображение, воспринимаемое насекомым (Уигглсуорз, 1939).

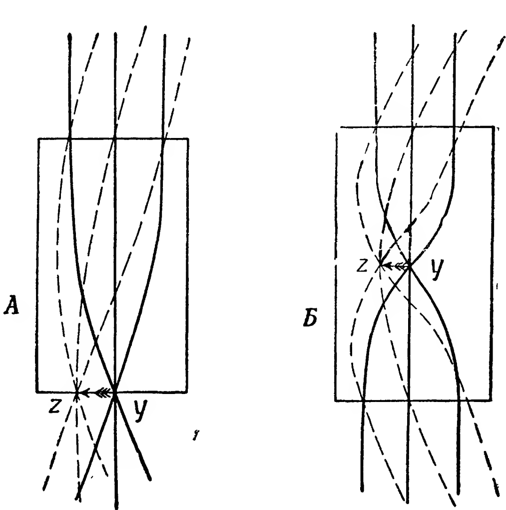


Рис. 49. *А*—ход лучей в линзе, длина которой равна ее фокусному расстоянию; *Б*—ход лучей в линзе, длина которой вдвое больше фокусного ее расстояния. Объяснение дано в тексте. (По Экснеру, 1891.)

Суперпозиционное зрение. У ночных насекомых (*Lampyres* и *Noctuelles*), омматидии сильно удлинены и ретинула отделена от светопреломляющей системы довольно большим пространством, занятым прозрачной, но не преломляющей свет жидкостью. Длина кристаллического конуса вдвое больше ее фокусного расстояния. Глаз не полностью окружен пигментными клетками, и рабдом получает лучи, прошедшие через фасеточную линзу не только своего омматидия, но и соседних с ним. Например, если под микроскопом рассматривать изображение свечи, образованное преломляющим аппаратом светляка, то оно представляется в виде точки; при изменении фокусного расстояния микроскопа можно увидеть серию светлых точек; следовательно, общее изображение действительно слагается из лучей, прошедших через множество фасеток. Для образования такого суперпозиционного изображения необходимо участие более 30 омматидиев; объединение этих изображений дает общее изображение предмета, которое было сфотографировано Экснером в глазу светляка и которое можно обнаружить и в глазах насекомых других видов (Экснер, 1891; Уигглсуорз, 1939).

Между этими двумя крайними типами зрения наблюдается ряд промежуточных форм. Например, у чешуекрылых, глаза которых построены по аппозиционному типу, у вершины каждого кристаллического конуса образуется прямое изображение; следовательно, в некоторых случаях преломляющий аппарат может играть роль цилиндрической линзы, длина которой вдвое больше фокусного расстояния.

Теория Экснера применима лишь к насекомым, обладающим хорошо развитым кристаллическим конусом (эвконические или экзоконические омматидии), и не пригодна для истолкования механизма зрения насекомых,

кристаллический конус которых состоит из клеток, не преломляющих света (аконические омматидии уховерток, комаров долгоножек, полужесткокрылых и некоторых жесткокрылых). У некоторых насекомых кристаллический конус заменен жидкостью, выделяемой кристаллическими клетками (псевдоконус мух).

В подобном случае преломляющий аппарат состоит только из роговицы и изображение получается путем аппозиции (Уигглсуорз, 1939).

Наконец, кривизна роговицы сложных глаз (главным образом аппозиционного типа) может быть неодинаковой в различных участках.

Это обстоятельство в значительной мере обусловливает некоторые аномалии в восприятии формы предметов, например у пчел (дель Портилло, 1936).

РЕТИНУЛА

Находящийся в центре ретинулы рабдом сильно преломляет свет и собирает все лучи, прошедшие сквозь преломляющий аппарат омматидия. Световые лучи, не попавшие в рабдом, отражаются базальным сплетением трахеол, образующих настоящий тапетум. Возможно, что при этом происходят фотохимические реакции и образующиеся в результате их вещества выходят из рабдома и раздражают ретинулу, так как свет, отражаемый освещенным глазом насекомого, постепенно тускнеет; однако это отнюдь не означает, что в глазах членистоногих должны непременно содержаться вещества, подобные зрительному пурпуру сетчатки человека (Демоль, 1917; Бюньон и Попов, 1911).

Так же как и у позвоночных, в сетчатке насекомых, повидимому, существует два типа клеток, отличающихся как формой и расположением, так и способом иннервации. Одни из них короткие и их отростки заканчиваются, не разветвляясь, утолщениями в *ганглионарной пластинке*. Такие клетки можно уподобить *палочкам* позвоночных, так как несколько подобных элементов также соединяются с одной ганглионарной клеткой, что дает возможность суммации слабых раздражений. Другие, более удлиненные клетки напоминают *колбочки* позвоночных, так как отростки каждой из них заканчиваются разветвлениями, чаще всего анастомозирующими с дендритами одной ганглионарной клетки (рис. 50). Однако зрительный аппарат насекомых, конечно, отличается от глаза позвоночных животных; например, «колбочки» *Deilephile euphorbiae* чувствительны к чрезвычайно слабым световым раздражениям, которые совершенно не воспринимаются глазом человека (Ханстрём, 1927).

ПЕРЕМЕЩЕНИЕ ПИГМЕНТА В СЛОЖНОМ ГЛАЗУ

Пигментные клетки, которые иногда называют клетками *радужины* или *ирисового тапетума*, содержат черный пигмент, поглощающий световые лучи, и светлый или слабо окрашенный пигмент, служащий, быть может, для отражения света. Эти пигментные клетки при сильном освещении препятствуют проникновению косо падающих лучей к ретинулам. Исследуя глаз бабочки при помощи офтальмоскопа, можно заметить в нем центральное черное пятно со светлой точкой в середине, которое исчезает при сильном освещении глаза. Предполагают, что это явление объясняется перемещением клеточного пигмента (*Notonecta* и *Corixa*—Бедау, 1911).

Однако при сопоставлении срезов глаз *Ephestia*, адаптированных к темноте и обладающих этим характерным пятном, со срезами освещенных глаз, в которых это пятно уже исчезло, нельзя было обнаружить никакого различия в распределении пигмента. Истинная причина появления и исчезновения этого феномена неизвестна (Дэй, 1941).

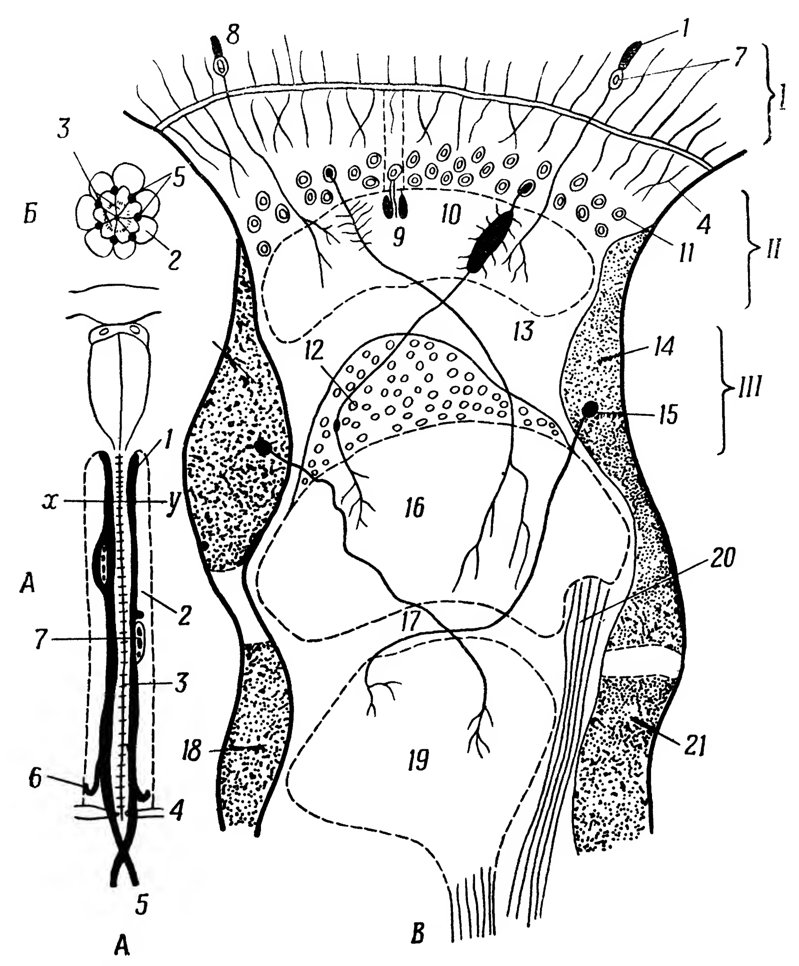


Рис. 50. *А*—нервные волокна в омматидие; *Б*—поперечный разрез омматидия, произведенный на уровне *x*—*y*; *В*—нервные элементы сложного глаза.

1—«палочка» фоторецептор; *2*—цитоплазма ретинулы; *3*—рабдом; *4*—зона трахей; *5*—нервное волокно; *6*—свободные отростки нервных волокон; *7*—ядро «палочки». *8*—базальная мембрана; *9*—окончания гигантских волокон сгруппированные в нефроомматидие; *10*—контуры наружных сетчатых масс; *11*—гигантские униполярные нейроны (зрительные нейроны второго порядка); *12*—зернистый слой с мультиполярными нейронами; *13*—наружная хиазма; *14*—передний корковый ганглионарный слой; *15*—ганглионарная клетка (зрительный нейрон третьего порядка); *16*—контуры внутренних сетчатых масс; *17*—внутренняя хиазма; *18*—задняя ганглионарная зона; *19*—зрительная доля; *20*—проводящие пути к внутреннему сплетению; *21*—передняя ганглионарная зона *I*—наружный слой сетчатки; *II*—средний слой сетчатки (периоптикум); *III*—внутренний слой сетчатки (эпиоптикум). (По Рамон Кахалю.)

Явление перемещения пигмента можно наблюдать и в аппозиционных глазах (*Hemiptera*), но в суперпозиционных глазах ночных насекомых оно выражено более четко. У ночных насекомых пигментные клетки играют роль настоящей радужины. Пигмент клеток сетчатки почти не меняет своего положения, перемещается (в зависимости от интенсивности освещения) лишь пигмент первичных и вторичных клеток радужины, причем форма последних остается неизменной. При слабом освещении пигмент перемещается к наружной поверхности глаза, непосредственно окружая преломляющий аппарат; глаз в это время функционирует по суперпозиционному типу—рабдом совершенно открыт и даже косо падающие лучи могут дойти до него. При продолжительном ярком освещении пигмент перемещается

к ретинуле и окружает ее темным футляром, высота которого зависит от интенсивности света. Следовательно, в этом случае глаз приближается по функции к аппозиционному типу, так как в рабдом каждого омматидия могут проникнуть только лучи, падающие перпендикулярно на поверхность последнего. При этом глаз реагирует подобным образом не только на видимый свет, но и на ультрафиолетовые лучи (Меркер, 1929). У богомолов передняя зона глаза, используемая для бинокулярного зрения, построена по аппозиционному типу, а боковая—по суперпозиционному. Днем пигмент распределяется по всей протоплазме клеток радужины, но так как он располагается неравномерно, то глаза насекомого кажутся пятнистыми или полосатыми; в сумерки весь пигмент собирается у преломляющего аппарата глаза и последний становится более одноцветным (Фрица, 1928). У листовертки *Carpocapsa* проявление фототропизма непосредственно зависит от расположения пигмента (Коллинз, 1934).

Физиологический механизм перемещения пигмента неясен. У *Ephestia* можно вызвать *перемещение пигмента* (аналогичное тому, которое происходит при освещении глаза) действием низкой температуры, хлорэтана, углекислого газа и перерезкой зрительного нерва (Дэй, 1941). Можно предположить, что этим явлением управляет «тонический» импульс со стороны центральной нервной системы, так как у дневных бабочек при покое или после наркоза оно исчезает на длительное время. Однако крайне смущает тот факт, что перемещение пигмента, характерное для глаза насекомого, адаптированного к темноте, экспериментально не удается вызвать ничем, кроме «действия» самой темноты; во всяком случае, повидимому, полностью исключается гуморальное влияние, так как освещение крайне ограниченного участка глаза вызывает перемещение пигмента только в освещенных омматидиях, а не во всех омматидиях того же или противоположного глаза, как, например, у ракообразных (Дэй, 1941). Быть может, следовало бы предположить, что в глазу протекают фотохимические реакции, в которых необходимо участие пигмента клеток радужины (Паркер, 1932; Коллинз, 1934).

Ритм перемещения пигмента. Давно уже отмечали (Кизель, 1894; Ионас, 1911; Демоль, 1909), что перемещение пигмента, повидимому, не связано с суточными изменениями освещения. Тем не менее у листовертки *Carpocapsa pomonella* оно начинается за 0,5—1,0 час до восхода или захода солнца и, очевидно, зависит от освещения (Коллинз, 1934); то же самое наблюдается и у *Ephestia* (Дэй, 1941). У *Geometridae* и *Noctuidae* этот ритм сохраняется и при помещении их в полную темноту и даже тогда, когда их куколки до момента вылупления взрослого насекомого содержатся в темноте, или при суточном ритме освещения, обратном нормальному. Несмотря на условия содержания, у недавно вылупившихся взрослых насекомых глазной пигмент днем всегда собирается у ретинулы, а ночью—у кристаллического конуса. То же самое происходит и при устранении колебаний температуры и влажности или регулярных изменений ионизации воздуха, сопровождающих чередование дня и ночи. Однако все же возможно, что космический фактор играет некоторую роль в этом процессе, и единственным способом выяснения этого вопроса было бы перенесение куколок названных насекомых в восточные или западные районы (Горстман, 1935). У насекомых некоторых видов перемещения пигмента связаны с общим ритмом их активности (Демоль).

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЛОЖНОГО ГЛАЗА

Потенциал сетчатки освещенного глаза ниже потенциала расположенных за ним тканей. На осциллограмме, отрицательной волне *б*, иногда предшествует небольшая положительная волна *а* (рис. 51). При продолжитель-

ном освещении после уменьшающейся волны *б* появляется волна *в* (рис. 51, *III*), а при выключении источника света—небольшая волна *г*.

При регистрации электрических колебаний у *Melanoplus* можно различать *протоцереброграмму* (этот термин не совсем удачен, так как колебания исходят из зрительных долей, а не из протоцеребрума), на которой

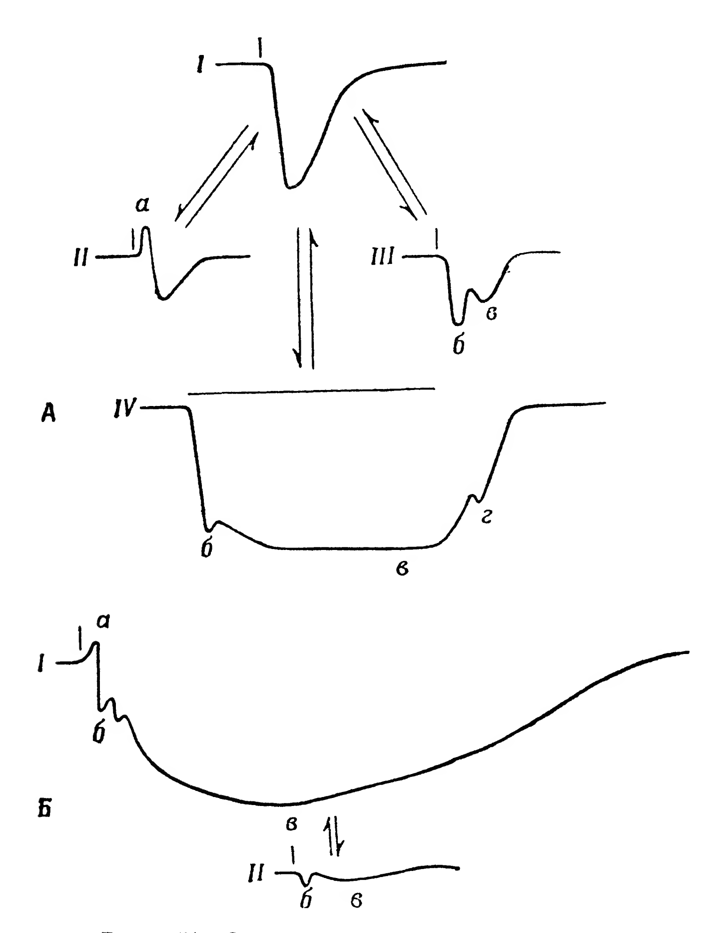


Рис. 51. Осциллограммы глаза насекомого.

А—глаз кузнечика: *I*—глаз, адаптированный к темноте (освещение непродолжительное и интенсивное); *II*—глаз, адаптированный к темноте (освещение слабое); *III*—глаз, адаптированный к свету (освещение продолжительное и интенсивное); *IV*—глаз, адаптированный к свету (освещение продолжительное и интенсивное—1 сек.). *Б*—глаз *Cecropia*: *I*—глаз, адаптированный к темноте (освещение непродолжительное и интенсивное); *II*—глаз, адаптированный к свету (освещение непродолжительное и интенсивное). Объяснение дано в тексте. (Из Джен и Кречителли, 1940.)

волны появляются через 0,2—0,3 сек. после начала раздражения и исчезают через 8—15 сек., и *ретинограмму*, дающую волны большой частоты и амплитуды, которые появляются только после длительного пребывания насекомого в темноте и продолжаются меньше 1 сек. Ретинограмма представляет собой алгебраическую сумму положительных и отрицательных слагаемых.

Кроме того, в некоторых случаях наблюдается автономный ритм зрительных долей, проявляющийся, например, в темноте: он, вероятно, обусловливается синхронизированными разрядами нервных клеток; при изменении

освещения этот ритм исчезает, очевидно, вследствие нарушений синхронизма (Эдриан, 1937).

При односторонней перерезке зрительного нерва колебания, регистрируемые на протоцереброграмме, исчезают, а ретинограмма остается нормальной. Протоцереброграмма не нарушается и при медиальном разрезе через правую или левую часть протоцеребрума. При одновременном освещении обоих глаз и использовании двух осциллографов можно получить две протоцереброграммы, лишь слегка отличающиеся частотой колебаний (Рёдер, 1939—1940).

Ответная реакция и интенсивность раздражения. Сходные ответные реакции можно получить при раздражениях различной интенсивности, если только продолжительность последних остается неизменной—закон Бунзена Роско (Хартлайн, 1928; Джен и Кречителли, 1938). Как прерывистое, так и непрерывное освещение при одинаковой средней интенсивности вызывают одинаковую реакцию—закон Тальбота. Оба эти закона применимы также и к личинкам мух, несомненно, обладающим светочувствительными органами (Дебош), но не имеющим ни сложных глаз, ни простых глазков (Паттен, 1914—1915). При крайне непродолжительных раздражениях увеличение интенсивости последних вызывает исчезновение волны *а* (значительно скорее, чем у позвоночных) и увеличение волны *б* (Кречителли и Джен, 1939). Если глаз *Dytiscus* ослепить чрезвычайно ярким светом, то в его зрительном нерве можно зарегистрировать 30—40 ритмических разрядов в 1 сек., причем все нейроны возбуждаются одновременно. Однако в обычных условиях освещения эта синхронизация очень несовершенна и разряд различных нервных элементов происходит не одновременно; зрительное восприятие предметов, очевидно, основано на таком различии в синхронизации; при длительном и крайне интенсивном раздражении колебания уменьшаются, повидимому, вследствие уменьшения чувствительности ретинул (Эдриан, 1937).

Ответная реакция и длина волны. При раздражении глаз лучами различной длины волны получаются одинаковые ретинограммы, но величина пороговой интенсивности раздражения для них различна. При освещении зеленым светом интенсивность порогового раздражения очень мала, при освещении красным—очень велика. Различные участки спектра можно расположить по интенсивности их действия на глаз саранчи (Кречителли и Джен, 1939) и дрозофилы в следующем порядке: зеленый, голубой, фиолетовый, оранжевый, красный. Подобные же результаты получаются и у бабочки *Cecropia*, с той разницей, что волна *г* у нее полностью отсутствует.

Ответная реакция и адаптация глаза. На осциллограмме глаза *Galleria* при световой адаптации уменьшаются амплитуда волн *а*, *б* и *в* и продолжительность ответной реакции. Кроме того, появляется волна *г*, наличие которой является отличительной особенностью адаптированного к свету глаза. При темновой адаптации глаза, которая совершается в течение 2 час., если насекомое предварительно находилось при освещении, не превышающем 300 *лк*, волна *г* постепенно исчезает, причем это исчезновение действительное, а не кажущееся вследствие наложения других колебаний (Тэйлор, 1943; Тэйлор и Никерсон, 1943).

На осциллограмме глаза *Dissosteira carolina* при световой адаптации волна *б* уменьшается, а волны *в* и *г* возрастают. При темновой адаптации глаза после волны *б* часто возникает положительный потенциал (Тэйлор и Кречителли, 1944).

У *Cecropia* волна *г* совершенно отсутствует даже при регистрации разности потенциалов в глазу, адаптированном к свету, причем для последнего характерны, кроме того, полное отсутствие волны *а* и резкое уменьшение волны *в*. На ретинограмме глаза, адаптированного к темноте, волны *а*, *б* и *в* хорошо видны (Джен и Кречителли, 1940).

Вполне возможно, что у насекомых имеются не только эти три типа реакций и что при дальнейших исследованиях большего числа видов обнаружатся и другие типы реакций. Во всяком случае, трудно согласиться с теорией Гранита, по крайней мере применительно к *Galleria*. Этот автор, исследовавший электрические явления в глазу кошки, считает, что ответная реакция слагается из трех моментов, совершенно достаточных для истолкования всех ретинограмм (Тэйлор, 1943).

Если адаптированный к темноте глаз *Melanoplus differentialis* подвергнуть прерывистому освещению возрастающей интенсивности, то амплитуда ответных электрических колебаний выразится в сигмообразной кривой, подобной кривой, построенной по уравнению Гехта для изменения продуктов фотохимической реакции при увеличении освещения (Вулфф, 1943). Согласно этому уравнению, потенциал действия вызывается промежуточной реакцией, катализирующейся фотохимической реакцией.

Ответная реакция и ритм суточной активности. Токи действия, возникающие при непродолжительном раздражении, изменяются в зависимости от дневного ритма активности насекомого. Кривые токов действия, зарегистрированные у плавунца в течение дня, совершенно сходны с кривыми токов действия дневных кузнечиков и бабочек, а кривые, зарегистрированные ночью, очень сложны и совпадают с кривыми, получаемыми у ночных бабочек. При световой адаптации глаз амплитуда «дневных» кривых уменьшается без изменения их общей формы, тогда как в «ночных» кривых одновременно меняются и форма и амплитуда. Волна *б* наблюдается главным образом в «ночных» кривых; пороговая интенсивность раздражения, необходимая для возникновения измеримой электрической реакции, днем в 1 000 раз больше, чем ночью (Джен и Вулфф, 1943). Все эти изменения обусловливаются перемещением пигмента в омматидиях (Джен, Кречителли, 1939—1940).

Ответная реакция и температура. У позвоночных понижение температуры вызывает обратимое удлинение латентного периода и уменьшение скорости и амплитуды реакции; максимальная реакция наблюдается только по оптимальной температуре. Примерно то же самое наблюдается и у *Melanoplus differentialis* (Кречителли и Джен, 1939). При высокой температуре возникают ритмичные волновые разряды даже при непродолжительном раздражении, главным образом, коротковолновыми лучами; однако частота и продолжительность этого ритма чрезвычайно индивидуальны. В среднем происходит 20—30 колебаний в 1 сек., причем их частота и амплитуда возрастают при увеличении температуры. На основании работ Эдриана (1937) об электрических колебаниях в глазах позвоночных, предполагают, что этот ритм обусловливается синхронизацией импульсов ганглионарных клеток, облегчаемой увеличением чувствительности ретинул при повышении температуры.

ФИЗИОЛОГИЯ ЗРЕНИЯ. АДАПТАЦИЯ

Результаты электрофизиологических исследований дали основание предполагать, что глаз насекомого может адаптироваться к интенсивностям раздражений довольно широкого диапазона, что и было подтверждено

экспериментально. Перемещение пигмента, конечно, способствует этому процессу, хотя он наблюдается и у насекомых с довольно нечетко выраженным перемещением пигмента.

У таких насекомых явление адаптации должно обусловливаться каким-то центральным механизмом, и их нервная система, вероятно, реагирует только на раздражение определенной интенсивности.

Явление адаптации можно изучать на *Eristalis*, используя в качестве ответной реакции рефлекторное поворачивание насекомого при освещении его сзади: при темповой адаптации глаз их чувствительность постепенно

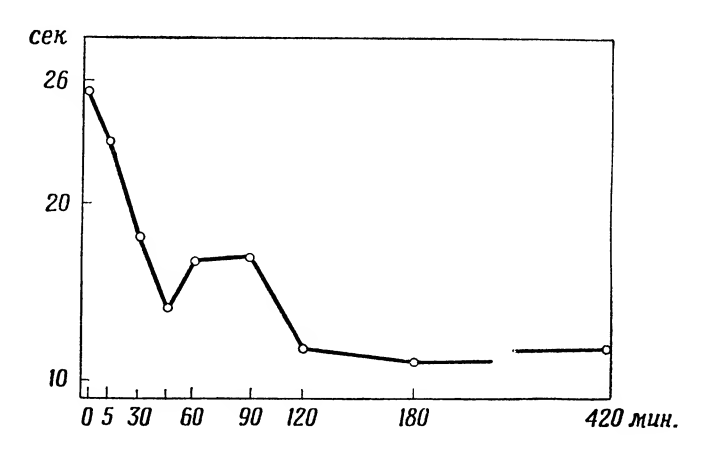


Рис. 52. Адаптация глаза *Eristalix tenax* к темноте.
По ординате—время проявления реакции в секундах; по абсциссе—адаптация к темноте в минутах. (Из Суартца, 1942.)

возрастает и может, наконец, в 21 раз превысить первоначальную чувствительность (Демоль, 1911). Для более точной регистрации реакции к брюшку насекомого прикрепляют маленькое зеркальце и по перемещению светового пятна определяют момент сокращения брюшных мышц, вызываемого внезапным освещением насекомого. Было установлено, что чувствительность передних омматидиев к свету быстро увеличивается за первые 45 мин. темновой адаптации, в течение следующих 15 мин. она так же быстро уменьшается и остается минимальной в течение последующих 30 мин., а затем вновь быстро возрастает, достигая максимума. Для полной адаптации глаза необходимо около 3 час. (рис. 52; Суартц, 1941).

Процесс адаптации исследовали также у пчел, причем ответной реакцией служили оптомоторные движения антенн, возникающие при движении черных полос. За первые 5 мин. содержания пчел в темноте чувствительность их глаз быстро возрастала, затем ее увеличение становилось более медленным, достигая своего максимума к концу 25—30 мин. Максимальная чувствительность более чем в 1 000 раз превышала первоначальную (Вольф и Церран-Вольф, 1935). По способности к адаптации животных можно разбить на 3 группы.

1. Кривая адаптации представляет собой гиперболу; чувствительность глаза увеличивается сначала очень быстро, затем все медленнее и, наконец, остается постоянной (*Homo*, *Ciona*, *Mya*, *Pholas*, *Rana*, *Gallus*, *Volvox*, *Phycomyces*, *Simulus* и *Clitellio*). Пчелы принадлежат именно к этой группе.

2. Кривая адаптации напоминает знак корня ($\sqrt{}$); до настоящего времени в эту группу можно было включить только *Peranema trichophorum*.

3. К этой группе относятся *Eristalis* и *Dineutes* (Суартц, 1941).

ВОСПРИЯТИЕ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ ЯРКОСТИ ОСВЕЩЕНИЯ

Этот вид восприятия определяется по минимальному изменению интенсивности светового раздражения, способному вызвать ответную реакцию, причем истинное пороговое раздражение должно быть значительно более слабым. В качестве ответной реакции обычно служит *оптомоторная реакция*, вызываемая вращением цилиндра, на который наносят серые полосы различного оттенка, или изменяют их освещенность, меняя яркость источника света.

Перепончатокрылые. При помощи указанного метода было установлено, что у пчел способность к различению относительной яркости в 20 раз ниже, чем у человека (Вольф, 1933). Человек способен воспринимать оттенки, различающиеся на 3,89% в содержании белого цвета, тогда как пчела ощущает лишь различие в 16—21% (Гёрман, 1934).

Двукрылые. У дрозофилы чувствительность глаз еще ниже; при слабом освещении реакция возникает только в том случае, если интенсивность одного светового раздражения более чем в 100 раз превышает интенсивность другого. Однако в оптимальных условиях—при наличии довольно яркого источника света—ответная реакция проявляется при изменении интенсивности раздражения лишь в 2,5 раза (Гехт и Вальд, 1934).

Прямокрылые. Способность к различению относительной яркости была исследована на *Carausius* при помощи оригинального метода (Гундертмарк, 1937). Насекомому предоставляли на выбор несколько подставок, окрашенных в различные оттенки серого цвета, более или менее контрастирующие с окраской субстрата и окружающего фона. Насекомое избирало более темные из них, при условии, если субстрат и окружающий фон были одной окраски. Если же окраска их различалась, например черный фон и белый субстрат, то насекомое предпочитало черную подставку (несмотря на то, что она не выделялась на окружающем фоне), очевидно, вследствие того, что голова насекомого находится на расстоянии лишь 1—2 *см* от почвы и оно прежде всего замечает основание подставки, резко выделяющееся на белом субстрате. Из гаммы цветов Освальда *Carausius* различает серые тона a, e, i, n, r (a = белый; r = темносерый) или промежуточные тона c, g, l, p, t.

Чешуекрылые. Исследованные таким же способом только что вышедшие из яйца гусеницы *Lymantria* оказались способными различать на белом субстрате оттенки l, n, p, r и t. Следовательно, их чувствительность к яркости ниже, чем у *Carausius*, тогда как цвета они воспринимают значительно лучше, приближаясь в этом отношении к пчелам. *Carausius*, повидимому, не различает цвета. Было бы интересно выяснить, не существует ли связи между отсутствием цветового зрения и способностью различать оттенки серого цвета. Подобно *Carausius*, чешуекрылые чувствительны к контрастности, вследствие чего могут совершать ошибки в точном распознавании цвета. Например, *Macroglossa*, скрывающиеся ночью в темных расселинах, в лабораторных условиях укрываются под темными дисками подходящих размеров; если один из дисков находится на темносером, а другой—на черном фоне, то насекомое избирает первый, так как, по контрасту, он кажется более темным (Кноль, 1926).

ШИРИНА ВИДИМОЙ ЧАСТИ СПЕКТРА. ДЕЙСТВИЕ ЛУЧЕЙ РАЗЛИЧНОЙ ДЛИНЫ ВОЛНЫ

Зрение насекомых отличается от зрения высших позвоночных и человека двумя основными особенностями:

1) видимая часть спектра захватывает и область ультрафиолета;

РЕАКЦИЯ РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ НА ЛУЧИ РАЗНОЙ ДЛИНЫ ВОЛНЫ

Область спектра	Длина волны, мμ	Реакция насекомого
Инфракрасная (лучи, пропускаемые стеклом) . . .	2200	Муравьи собирают своих нимф точно на границе инфракрасного и видимого света (Форель, 1886; Лэббок, 1888)
Красная	800	
	690	Реагируют *Photinus pyralis* (Бекк, 1937); это наиболее длинноволновая область, на которую реагируют насекомые
	650	Верхний порог реакции пчел (Фриш, Кюн)
	630	Эта область является интенсивным раздражителем для *Pieris* и *Vanessa* (Ильзе, 1928)
Оранжевая	630—600	
Желтая	600—575	Область, наиболее активно стимулирующая у муравьев перенос нимф (Эббott, 1927)
Зеленая	575	
	535	Область, наиболее привлекательная для *Tenebrio*
	530—553	Область, наиболее привлекательная для пчел и наиболее яркая для глаза человека (Бертхольф, 1933)
	520—560	Нижний порог реакции *Photinus pyralis* (Бекк, 1937)
	504	Область, наиболее привлекательная для *Calliphora*
Синяя	500	
	487	Область, наиболее привлекательная для *Drosophila* (Бертхольф, 1933)
Ультрафиолетовая (лучи, пропускаемые стеклом)	440	
	380—330	Муравьи избегают этой области (Лэббок, 1888; Форель, 1886); бабочки направляются к ней (Лутц, 1924)
Ультрафиолетовая (лучи солнца, пропускаемые кварцем)	330	
	297	Нижний порог реакции пчел (Бертхольф, 1933)
	287	
Ультрафиолетовая (лучи от дуги, проходящие через кварц)	287	
	257	Нижний порог реакции *Drosophila* (Лутц, 1924)
	253	Преломляющий аппарат глаза *Apis* и *Sarcophaga* пропускает световые лучи до этой области
	190	

2) в длинноволновой области спектра, наоборот, видимая часть его гораздо короче и кончается на оранжево-красном, не доходя до красного (табл. 50).

Еще наблюдения Фореля (1886) и Лэббока (1888) показали, что муравьи в поисках темноты укрываются под сосудом с сероуглеродом, на наш взгляд совершенно прозрачным, но поглощающим ультрафиолетовые лучи, предпочитая его экрану, зачерненному окисью никеля, который пропускает лучи указанной части спектра, но человеку кажется совершенно непрозрачным. При покрывании глаз лаком чувствительность к ультрафиолетовым лучам у муравьев исчезает (Форель, 1886).

Позднее была обнаружена способность к зрительному восприятию ультрафиолета и у насекомых других видов, например чешуекрылых, которые направляются к темнофиолетовому экрану, пропускающему ультрафиолетовые лучи, предпочитая его окну с прозрачными стеклами (Лутц, 1924). Перепончатокрылое насекомое *Trigona* способно отличать рисунки, нанесенные китайскими белилами, не отражающими ультрафиолетовых лучей, от рисунков, нанесенных обычным белым лаком, отражающим ультрафиолетовые лучи, тогда как для человеческого глаза эти две краски совершенно неразличимы (Лутц, 1933).

Так как отдельные участки ретины и тапетума флуоресцируют в ультрафиолетовом свете, то некоторые авторы считают, что зрительное восприятие ультрафиолета фактически заключается в восприятии флуоресценции. Однако другие исследователи (Меркер, Фриш и др.) показали, что насекомые воспринимают ультрафиолет как определенный цвет (см. ниже).

Большинство насекомых, за исключением *Photinus* и различных видов бабочек, *слепы к красному цвету*.

Яркость отдельных участков спектра различно воспринимается насекомыми разных видов. По проявлению оптомоторной реакции, вызываемой, по мнению некоторых авторов, яркостью, а не цветом полос, было установлено (Шлипер, 1927—1928), что глаза пчелы, богомола, жука скакуна и *Vanessa urticae* функционируют примерно так же, как и глаза человека, адаптированные к темноте; тогда как глаза насекомых других видов, например *Pieris* или *Vanessa io*, различают яркость, как глаза человека, адаптированные к свету (табл. 51). Этот вывод подтверждается исследованием степени привлекательности для *Vanessa* различных цветов в зависимости от оттенка фона (Ильзе, 1932).

Таблица 51

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ЯРКОСТЬ[1]) РАЗЛИЧНЫХ ЦВЕТОВ ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА И *VANESSA*

Набор цветных эталонов по Герингу	Глаза человека		Глаза *Vanessa urticae* (Шлипер)	Глаза *Vanessa io* (Ильзе)
	адаптированные к свету (Кноль)	адаптированные к темноте (Келер)		
Красный № 2	31	9	13	8—9
Оранжевый № 3 . . .	40,3	19		19
Желтый № 4	79,1	53	61	52
Зеленый № 7	74	65	69	56
Голубой № 12	22	25	22	27

[1]) Относительная яркость (% белого) серого цвета, который *Vanessa* и человек не отличают от цвета, указанного в первой графе.

ЦВЕТОВОЕ ЗРЕНИЕ

Восприятие относительной яркости отдельных участков спектра представляет собой совершенно иное явление, чем восприятие лучей различной длины волны, т. е. различных цветов. Именно вследствие того, что прежние исследователи не усматривали этого различия, мы теперь не в состоянии использовать их наблюдения по определению цветового зрения путем дрессировки муравьев и пчел к нахождению вкусовых веществ на кусочках бумаги определенного цвета (Лэббок, 1885; Форель, 1886). В настоящее время для изучения цветового зрения насекомых рекомендуют два метода исследования.

1. *Метод использования серых и цветных табличек.* Этот чрезвычайно изящный метод разработан Фришем и состоит в том, что насекомому предоставляют выбрать одну цветную табличку среди ряда других табличек всей гаммы оттенков серого цвета. Насекомое должно узнавать цветную табличку, несмотря на частые перестановки ее. Метод основан на предположении, что насекомых (например, пчел, на которых было проведено огромное число исследований) нельзя приучить к распознаванию определенного оттенка серого цвета, что в настоящее время общепризнано. Однако Бьеренс де Хаан (1928) утверждает, что пчелы и обезьяны *Nemestrinus* среди гаммы серых тонов способны избирать определенный оттенок серого цвета или фигуру (треугольник, круг) определенного размера (абсолютный выбор). На основании результатов этих исследований Бьеренс де Хаан отвергает мнение Кёлера, что «относительный выбор» (выбор объекта не определенной величины и цвета, а наиболее крупного или наиболее мелкого из серии объектов и наиболее светлого или наиболее темного из ряда цветов) является общим и примитивным свойством. Однако утверждение Бьеренса де Хаана противоречит результатам многочисленных исследований (Гёрман, 1934), и нам кажется, что их нельзя противопоставлять данным, полученным при применении метода Фриша. Можно было бы также возразить, что насекомое распознает цветные таблички вследствие того, что они отражают ультрафиолетовые лучи сильнее, чем серые; но это предположение исключается, так как те же результаты получаются и в том случае, если таблички не окрашивают, а просто отбрасывают на них соответствующие участки спектра (Кюн, 1927).

2. *Метод использования оптомоторной реакции.* На цилиндр наносят полосы серого и какого-либо другого цвета. Если яркость этих двух цветов одинакова, то оптомоторная реакция не возникает. К этому же оттенку серого цвета таким же образом подбирают еще какой-нибудь цвет одинаковой с ним яркости. Затем, считая, что яркость обоих подобранных к серым полосам цветов одинакова, их наносят в виде чередующихся полос на новый цилиндр. Если вращение последнего вызовет у насекомого оптомоторную реакцию, значит оно способно различать цвета полос (Шлегтендаль, 1934). Однако возникает вопрос, почему же оптомоторная реакция не проявляется в присутствии цветных и серых полос? Ведь и в этом случае имеется различие в цвете. Поэтому нам представляются сомнительными как сам метод, так и выводы, полученные в результате его применения.

Пчелы. Пчелы способны отличать от белого цвета все остальные цвета. При наличии слабого белого света и участка спектра, более яркого, чем белый, они избирают первый; эта их особенность часто мешает в экспериментах (Кюн, 1927). Пчелы различают 4 участка спектра: 1) между 650 и 500 $m\mu$ (красно-оранжевый, зеленый); 2) между 500 и 480 $m\mu$ (от зеленого до голубого); 3) между 480 и 400 $m\mu$ (фиолетовый и синий, особенно слабо различаемые друг от друга) и между 400 и 310 $m\mu$ (ультрафиолет). Пчела, подобно

дальтонику, не отличает красно-оранжевый от зеленого (Кюн, 1927), она, так же как и человек с нормальным зрением, воспринимает цветовые контрасты: серый диск с желтым кольцом ей кажется окрашенным в дополнительный, т. е. фиолетовый цвет и, наоборот, серый диск с фиолетовым кольцом представляется желтым. Основным различием в зрительных восприятиях человека и пчелы является *способность этого насекомого воспринимать ультрафиолет как определенный цвет*; так, например, пчелы, приученные избирать сине-зеленую часть спектра, не привлекаются бумагой, окрашенной в сине-зеленый цвет. Это кажущееся противоречие объясняется тем, что такая бумага сильно отражает ультрафиолетовые лучи, которые и придают ей несколько иной оттенок. Это можно доказать путем дрессировки пчел не на участок спектра, а на сине-зеленую бумагу, к которой насекомое перестает направляться после того, как ее накрывают фильтром из эскулина, прозрачным для лучей видимой части спектра и непроницаемым для ультрафиолетовых лучей; следовательно, цвет бумаги изменился из-за отсутствия невидимых для нас дополнительных лучей. Пчелы, дрессированные на белую бумагу, при покрывании ее фильтром из эскулина начинают путать ее с сине-зеленой бумагой. *Следовательно, для пчелы ультрафиолет является дополнительным цветом к сине-зеленому.* Быть может, он кажется им красноватым, так же как и человеку кажется красноватым дополнительный цвет к сине-зеленому. В таком случае пчелы путали бы его с красным цветом, но доказать это невозможно, так как они слепы к этому цвету.

Возможно, что «пчелиный красный» (Икскюлл) расположен в спектре на конце, противоположном области нахождения «красного», воспринимаемого человеком, в таком случае пчелы воспринимают окраску цветков мака как истинно красную (см. ниже). Быть может, различные дополнительные цвета воспринимаются пчелами как один и тот же цвет, что невозможно для человека и свойственно только насекомым. Во всяком случае, эта способность к зрительному восприятию ультрафиолета приводит к целому ряду особенностей в зрении пчелы. Прежде всего большинство белых предметов избирательно поглощает лучи с длиной волны между 400 и 300 *мμ*, что придает им ряд оттенков, воспринимаемых пчелами, но о которых мы не можем иметь никакого представления (Гертц, 1937). Кроме того, дневной свет будет восприниматься пчелами как белый только при наличии в нем того же «количества» ультрафиолета, как и в солнечном свете. Малейшее нарушение этой пропорции (например, прохождение лучей света через оконное стекло) приведет к восприятию загадочных для нас оттенков, дополнительных к ультрафиолету (Кюн и Гертц, 1927). Цветки, обычно посещаемые пчелами, можно отнести к трем группам:

1) большинство отражаемых лепестками лучей относится к области спектра между 650 и 490 *мμ* (цветки воспринимаются человеком и пчелой как желто-оранжевые);

2) большинство отражаемых лепестками лучей относится к области между 490 и 350 *мμ* (цветки воспринимаются человеком и пчелой как сине-фиолетовые);

3) отражаемые лепестками лучи относятся к области между 650 и 400 *мμ* (цветки воспринимаются человеком как белые, розовые, пурпурные, синие и желтые, а пчелой—как сине-зеленые).

Среди европейских белых цветков нет ни одного, который бы казался одинаково белым как человеку, так и пчеле. Цветки мака привлекают пчел не своим малиновым цветом (хотя, как мы говорили выше, они, быть может, и воспринимаются пчелами как красные), а главным образом отражаемыми ими ультрафиолетовыми лучами; пчелы направляются также и к цветкам мака, покрытым стеклом, зачерненным окисью никеля, не прозрачным для видимого света и прозрачным для ультрафиолетовых лучей.

Итак, пчелы различают участки спектра от 650 до 500 $m\mu$ («пчелиный желтый»), от 500 до 480 $m\mu$ («пчелиный зеленый»), от 480 до 400 $m\mu$ («пчелиный синий») и от 400 до 300 $m\mu$ («пчелиный красный») (Гертц, 1938).

Осы (*Vespa saxonica*, *Vespa germanica*, *Vespa vulgaris*) не воспринимают красного цвета и путают его с черным (Шреммер, 1941).

Чешуекрылые. У чешуекрылых цветовое зрение изучали тем же методом, что и у пчел. Бабочку *Vanessa urticae* привлекают главным образом сине-фиолетовый и желто-красный цвета. Она не реагирует на зеленый и желто-зеленый, к которым ее почти невозможно приучить. Во время сбора пищи капустница (*Pieris brassicae*) избирает бумагу, окрашенную в синий и пурпурный цвета, и несколько менее охотно—окрашенную в красный и желтый. Дрессировка на зеленый, сине-зеленый или серый цвет не удается (Ильзе, 1928). Во время откладки яиц, наоборот, самка избирает бумагу, окрашенную в изумрудно-зеленый и сине-зеленый цвета, и пренебрегает бумагой, окрашенной в желтый и чисто синий цвет; особая реакция постукивания передними лапками, определяющая благоприятность места для откладки яиц, иногда производится у края пурпурной таблички, и это явление, вероятно, обусловливается наличием цветового контраста (Ильзе, 1937). Следовательно, *Pieridae*, в противоположность пчелам, отличают желтый цвет от зеленого, однако нет полной уверенности в том, что различия в восприятии этих цветов, отмечаемые у взрослых насекомых разного возраста, существуют в действительности; вполне возможно, что насекомое различает эти цвета на всех стадиях развития; но отдельные цвета привлекают его лишь в определенные периоды жизни. Этот вопрос можно разрешить только методом условных рефлексов. Во всяком случае, *Pieridae*, так же как и человек, различают красный, зеленый и желтый цвета. Подобное же поведение наблюдается у *Macroglossa*, которые в раннем возрасте посещают синие цветки, а во время кладки яиц—зелено-желтые цветки и растения (Кальмус, 1937). Бражник *Deilephila* отличает сине-фиолетово-пурпурный цвет (окраска цветов посещаемого ими шалфея) от желто-зеленого даже в сумерках, при столь слабом освещении, при котором человеческий глаз уже не способен различать цвета (Кноль, 1926).

Первоначальное распознавание цветков медоносных растений не обязательно происходит при помощи зрительных восприятий; например, недавно вылупившиеся особи совки *Plusia gamma* находят подобные цветки по запаху; но в дальнейшем преобладающее значение приобретают зрительные раздражения; совки начинают посещать почти исключительно цветки растения определенного вида. Днем они в основном предпочитают красные цветки *Dianthus carthusianorum*, а ночью—белые и пахучие цветки *Silene* и *Melandryum* (Шреммер, 1940).

Ночные бабочки *Amphipyra pyramidea*, *Orthosia lota*, *O. circellaris*, *O. caccinii*, *Scopellosoma satellitia*, *Cheimatobia brumata* и *Cidaria dilatata* также воспринимают различные цвета. Они отличают синий цвет от желтого и оранжевого, но не различают зеленый (Шлегтендаль, 1934).

Приведенные ниже данные о цветовом зрении жесткокрылых, прямокрылых и полужесткокрылых получены при помощи метода использования оптомоторной реакции.

Жесткокрылые (Chrysomela fastuosa, Agelastica alri, Geotrupes sylvaticus). Навозники (*Geotrupes*) отличают синий от желтого, синий от оранжевого и фиолетовый от синего цвета, но не отличают темнозеленого от светлозеленого и не воспринимают степень насыщенности цвета. *Chrysomelidae* отличают желтый от оранжевого и синий от фиолетового и зеленого цвета (Шлегтендаль, 1934).

Прямокрылые. Палочник *Carausius*, повидимому, нечувствителен к цветам, и даже у недавно вылупившихся особей, которые реагируют быстрее взрослых, оптомоторная реакция проявляется нечетко. У таракана не возникает оптомоторных реакций, их движения слишком порывисты и резки; у кобылки *Sthenobothrus*, кузнечика *Meconema varium* и богомола *Mantis religiosa* также отсутствует эта реакция, что крайне удивительно, так как последний обладает прекрасным зрением и особенно легко реагирует на перемещение предметов. Реакции уховерток почти не поддаются истолкованию, так как эти насекомые крайне чувствительны к малейшим изменениям (до 0,1 *лк*) яркости света (Будденброк и Шульц, 1933).

Полужесткокрылые. Клоп *Troilus luridus* не обладает цветовым зрением. *Trialeurodes* предпочитают желтые или желто-зеленые поверхности, но, повидимому, скорее вследствие их большей относительной яркости, чем цвета (Вебер, 1931; Шлегтендаль, 1934).

У всех полужесткокрылых оптомоторная реакция проявляется только при определенной скорости вращения цилиндра. Например, *Chrysomela fastuosa* отвечает на медленное вращение цилиндра (полный оборот за 20 сек.), если на него нанесены цветные полосы; если же полосы серые, то она реагирует на более быстрое вращение (полный оборот за 10 сек.). Создается впечатление, что восприятие цвета и степени его яркости происходит при помощи разных рецепторов.

Существуют ли в глазу насекомого участки, специализированные к цветовому зрению? В глазу насекомого имеются клетки, которые можно сравнить с палочками или колбочками человека. Как мы упоминали выше, их нервные связи также различны (Ханстрём, 1927; Гертвек, 1931). В настоящее время еще не установлено, с каким из этих элементов связано цветовое зрение. Однако, так же как и у человека (в глазу которого желтое пятно, богатое колбочками, особенно чувствительно к восприятию цветов, а другие участки глаза различают его хуже вследствие того, что в них находятся почти исключительно палочки), в глазу насекомых имеются различные участки, особенно чувствительные к цветам. У гладыша (*Notonecta*—Роколь, 1942), хорошо различающего цвета, и главным образом зелено-желтый, только дорзальные омматидии, соответствующие эмбриональным глазам, чувствительны к цветам, тогда как вентральные и краевые омматидии не обладают цветовым зрением. Граница между ними соответствует границе между коричневым и красным пигментами глаза.

При переходе от чувствительной зоны глаза к нечувствительной восприятие различных цветов уменьшается в следующем порядке: желтый, синий, зеленый, желто-зеленый, красный. Яркость же цвета, повидимому, воспринимают все омматидии.

ВОСПРИЯТИЕ ФОРМЫ

Двукрылые. Восприятие формы предметов у насекомых, повидимому, развито довольно слабо. Если перед мухой *Eristalis* поместить две вертикальные плоскости, одна из которых одноцветна, а другая расчерчена черными полосами, то насекомое направляется ко второй. Интенсивность этой реакции возрастает с уменьшением ширины полос и расстояния между ними, причем минимальная ширина полос определяется разрешающей способностью глаза (Будденброк, 1935). Муха *Rhagoletis cerasi*, находящая плоды вишни при помощи зрительных восприятий, столь же охотно откладывает яйца и в маленькие парафиновые шарики диаметром не меньше 4 *мм* и не больше 24 *мм* (Висман, 1937).

Жесткокрылые. Божьи коровки (*Coccinella*) движутся по краю черных полос, нанесенных на белую бумагу, и поворачивают, если полосы меняют направление. Это явление очень часто наблюдается у растительноядных насекомых и, быть может, связано с тем, что им обычно приходится взбираться по стеблям и веткам, чтобы достичь листьев (Тишлер, 1936).

Перепончатокрылые. Пчел можно приучить связывать наличие пищи с зрительным восприятием контуров определенных геометрических фигур.

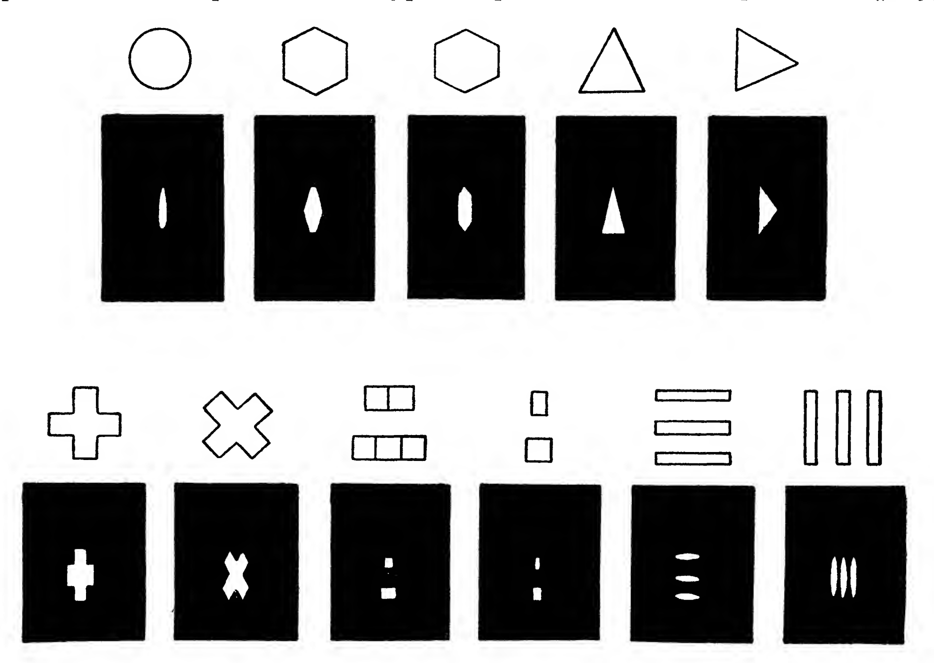


Рис. 53. Деформация различных геометрических фигур в глазу пчелы вследствие неравномерной кривизны ее роговицы. (Из дель Портилло, 1936.)

Они, видимо, способны различать в отдельности как контрастность этих фигур с фоном, так и бо́льшую или меньшую расчлененность их контуров (Гертц, 1929—1934).

Несмотря на это, пчелы путают такие, на наш взгляд, различные фигуры, как треугольник, квадрат, круг и эллипс, хотя получаемые при этом зрительные раздражения для пчелы и не являются подпороговыми. Это явление, вероятно, объясняется сильным искажением получаемого изображения (рис. 53) вследствие различной кривизны поверхности глаза пчел в вертикальном и горизонтальном направлениях (дель Портилло, 1936).

Кроме того, пчел больше всего привлекают формы с сильно расчлененными контурами, и эту склонность невозможно подавить даже длительной дрессировкой (Церран, 1933). К диску, на котором помещен мед, пчелы направляются только после посещения всех других фигур с более расчлененными контурами. Подобная же особенность наблюдается и у чешуекрылых (Ильзе, 1932). Следовательно, насекомые, повидимому, различают форму предмета не по его очертаниям (контуру), а по более или менее многочисленным изменениям раздражения сетчатки (Вольф, 1933). Иначе говоря, восприятие формы у пчел заключается в ощущении мельканий. Быть может, поэтому пчелы предпочитают посещать цветки, колеблемые ветром, или бумажные цветки, перемещаемые экспериментатором; они направляются также

к движущимся полосам, и тем охотнее, чем быстрее движение последних (Вольф, 1933).

Однако у насекомых наблюдается и более совершенное восприятие формы. Те же пчелы и муравьи для нахождения своего жилища пользуются зрительными ориентирами; фигуры, не привлекающие этих насекомых, быть может, их просто «не интересуют»? Личинки стрекозы *Aeschna* бросаются к любому движущемуся предмету, тогда как взрослые стрекозы сначала

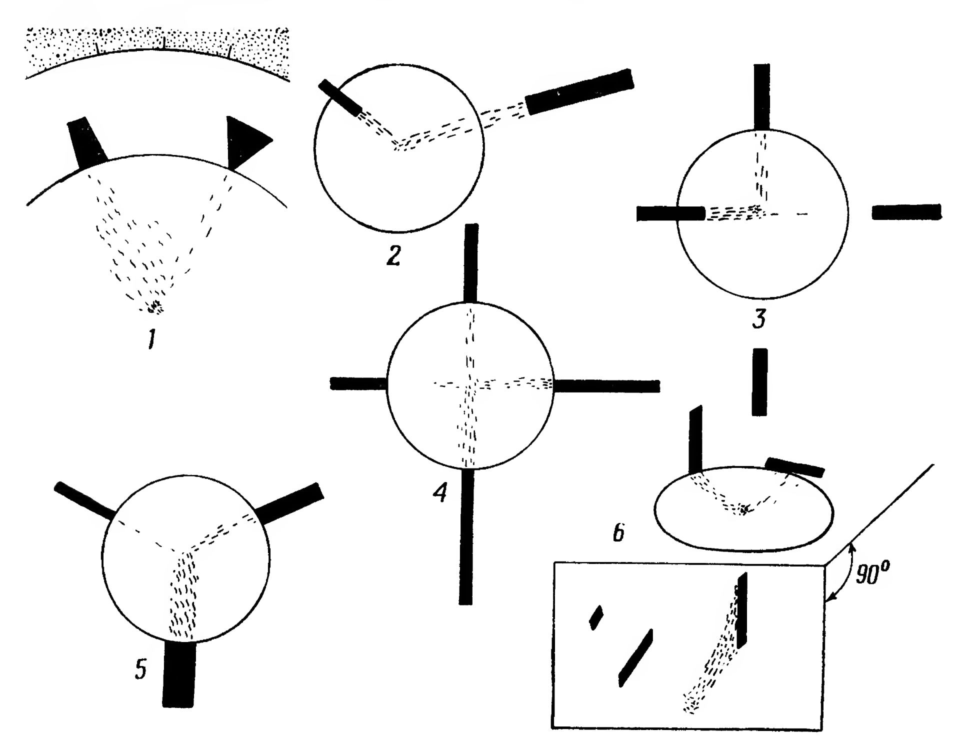


Рис. 54. Восприятие формы предметов у *Lymantria*.

1—две черные фигуры одинаковой площади и высоты помещены на равном расстоянии от гусениц (30 *см*); гусеницы направляются к фигуре с более широким основанием. *2*—две фигуры различного размера помещены на разном расстоянии от гусениц, но под одинаковым углом зрения (120°); к обеим фигурам направляется примерно одинаковое число гусениц. *3*—одинаковые фигуры помещены на расстоянии 20, 30 и 50 *см* от гусениц; гусеницы направляются к более близкой фигуре. *4*—фигуры одинаковой ширины помещены на одинаковом расстоянии от гусениц; гусеницы направляются к более высокой фигуре. *5*—фигуры одинаковой высоты и разной ширины (2, 6 и 10 *см*) помещены на одинаковом расстоянии от гусениц; гусеницы направляются к более широкой фигуре. *6*—одинаковые фигуры помещены вертикально и горизонтально; гусеницы направляются к вертикально расположенной фигуре. При повороте плоскости на 90° горизонтально расположенная фигура оказывается вертикальной, и гусеницы неизменно избирают вертикально расположенную фигуру; следовательно, поведение насекомых не зависит от направления силы тяжести.

также устремляются к уносимому ветром кусочку бумаги, но поворачивают в сторону тотчас же, как только различат его более отчетливо (Балдер, 1924).

Самки пчелиного волка (*Philanthus*) при возвращении к норке руководствуются определенными ориентирами, причем внимание этих насекомых привлекает прежде всего высота ориентиров, а затем уже (как и у пчел) большее или меньшее расчленение их контуров, контрастность с окружающим фоном, общий размер и близость к норке. Насекомое, повидимому, руководствуется скорее объемом этих ориентиров, чем величиной плоских поверхностей. Подобные ориентиры избираются при первом вылете из норки, но если экспериментатор их разрушает, насекомое через некоторое время выбирает другие ориентиры (Тинберген и Круит, 1937—1938). Очевидно,

насекомые руководствуются не формой отдельных ориентиров, а их общим расположением по отношению к гнезду. Довольно значительное перемещение и изменение этих ориентиров, повидимому, не отражается на ориентации насекомого, для которого большее значение имеет восприятие всей картины в целом, чем ее отдельных частей (Ван-Бейзеком, 1948).

Чешуекрылые. Даже гусеницы, у которых вследствие крайней рудиментарности их зрительного аппарата нельзя было бы ожидать способности к восприятию формы, довольно точно различают предметы. Если перед недавно вылупившимися гусеницами монашенки (*Lymantria monacha*—Гундертмарк, 1937) поместить несколько вертикальных черных пластинок, то гусеницы направляются к тем из них, которые сужаются вверху, а не внизу или одинаковы у обоих концов (рис. 54). Пластинки разной величины, но расположенные под одинаковым углом зрения, представляются им одинаковыми. Из двух пластинок гусеницы всегда избирают более высокую и на расстоянии 30 *см* воспринимают разницу в 1 *см* у пластинок в 12 *см* ширины. Если высота пластинок превышает 12 *см*, то гусеницы уже не различают их ширины (13—19 *см*). При наличии четырехугольных пластинок различной формы, но с поверхностью в 100 *см*^{2}, гусеницы предпочитают те из них, у которых отношение высоты к ширине равно 1 : 6; из равнобедренных треугольников площадью 100 *см*^{2} они выбирают фигуры с отношением основания к высоте в 1 : 8. При выборе имеет значение соотношение размеров верхнего и нижнего краев фигуры, а не расстояние ее верхнего края от субстрата. Поэтому реакция не нарушается и при поднимании этих фигур над субстратом. Наконец, из двух одинаковых пластинок, помещенных таким образом, что у одной продольная ось расположена горизонтально, а у другой—вертикально, всегда предпочитается вторая. Добавим, что гусеницы, повидимому, не отличают прямоугольную плоскость от цилиндра того же размера (Гундертмарк, 1927).

Форма предметов воспринимается гусеницами при помощи двенадцати глазков (ocelli), расположенных на поверхности головы; благодаря непрерывному раскачиванию передней части тела насекомое охватывает довольно широкое поле зрения; кроме того, в некоторых глазках могут получаться мелкие, но довольно четкие обратные изображения предмета (Детьер, 1943).

ОСТРОТА ЗРЕНИЯ

Строение глаза и острота зрения. Острота зрения в значительной мере зависит от строения глаза, и в первую очередь от *числа фасеток*. Как правило, в более крупных глазах насчитывается большее число фасеток, и, следовательно, разрешающая способность такого глаза выше.

У *Polyphylla fullo*, *Melolontha vulgaris* и *Phyllopertha horticola* омматидии одинакового размера и величина угла зрения также примерно одинакова; но *Polyphylla* должны обладать лучшим зрением, так как число фасеток у названных насекомых соответственно равно 12 150, 5 495 и 3 700 (Будденброк).

ЧИСЛО ФАСЕТОК В СЛОЖНОМ ГЛАЗУ РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ

Dytiscus	9 000	
Melolontha	5 100	
Necrophorus	3 500	
Lampyris (самец)	2 500	(Демоль, 1917)
Lampyris (самка)	300	(Демоль, 1917)
Solenopsis (рабочий)	69	
Solenopsis (самец)	400	
Musca	4 000	(Инесс)
Odonata	10 000	

Диаметр фасеток у насекомых довольно постоянен. Однако в некоторых участках одного и того же глаза (у самца слепня *Tabanus* в верхней части глаза) фасетки могут иметь бо́льшую величину; иногда встречаются четко отграниченные (*Simulium*, *Bibio*—Будденброк) или удаленные друг от друга зоны с фасетками различных размеров (*Cloëon*, *Gyrinus*—Иммс, 1935). Однако связь подобных колебаний диаметра фасеток с остротой зрения точно еще не установлена.

ДИАМЕТР ФАСЕТОК РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ, μ

Culex pipiens	16
Melolontha vulgaris	20
Periplaneta americana	32
Anax formosus	40
Libellula depressa (по Будденброку)	40

Напротив, хорошо известно, что для разрешающей способности глаза имеет большое значение величина угла зрения отдельных омматидиев. Например, у пчелы он равен 1°, а у уховерток — 8°; следовательно, в глазу пчелы получается изображение 64 точек, тогда как в глазу уховертки—только одной (Будденброк).

В омматидиях, расположенных в различных участках поверхности глаза, различается не только диаметр фасеток, но и угол зрения; у пчелы в омматидиях, расположенных вдоль горизонтального диаметра глаза, угол зрения больше, чем в омматидиях, расположенных по вертикальному диаметру (дель Портилло, 1936). По мере уменьшения угла зрения омматидия его разрешающая способность возрастает, тогда как яркость изображения уменьшается вследствие того, что в каждый зрительный элемент проникает меньшее число световых лучей. Однако как это не удивительно, но у *Coccinella*, *Apis*, *Pieris* и *Eristalis* острота зрения, измеренная при помощи оптомоторной реакции, оказалась гораздо ниже, чем можно было предполагать, исходя из величины угла зрения их омматидиев (Будденброк, 1935). Если поверхность глаза велика, то линза, состоящая из совокупности преломляющих аппаратов омматидиев, также велика и может усилить яркость изображения (Уигглсуорз). *Кривизна* поверхности глаз, в особенности аппозиционных глаз, также неодинакова в разных направлениях: у пчел в поперечном направлении она в 2—3 раза больше, чем в вертикальном. Эта особенность должна вызывать явление, подобное астигматизму у человека, и опыты показывают, что у пчелы острота зрения больше в вертикальном, чем в горизонтальном направлении (дель Портилло, 1936; Баумгартнер, 1928).

Не всем участкам глаза свойствен один и тот же *тип зрения*; у богомола боковые зоны глаза обладают суперпозиционным зрением, а передние зоны, используемые для бинокулярного зрения,—аппозиционным (Фрица, 1928).

Наконец, *четкость изображения* должна заметно увеличиваться с *развитием личинки* вследствие увеличения числа омматидиев и изменения пропорций и формы последних (Бернар, 1938). Это обстоятельство необходимо учитывать при изучении поведения насекомого.

Размеры предмета и разрешающая способность глаза. Изображение предмета воспринимается даже в том случае, если оно не покрывает всего сечения рабдома (что оспаривается Будденброком, см. выше).

У муравья *Formica rufa* угол зрения омматидия равен 3,5°, но насекомое различает сферу при телесном угле 2,5° (Гоман, 1924). Восприятие очень узкой движущейся полосы возможно (если ее цвет резко контрастирует с фоном) вследствие кратковременного уменьшения освещения последовательных ретинул (Гертц, 1935). Недавно вылупившиеся личинки *Carausius*

способны различать полосы при телесном угле, меньшем чем угол зрения их омматидиев (7,5°) (Кальмус, 1927); а мухи, угол зрения которых равен 30°, различают полосы при телесном угле, меньшем 5° (Гаффрон, 1934).

Остроту зрения определяют по проявлению *оптомоторной реакции*, возникающей только в том случае, если ширина полос не оказывается за пределами разрешающей способности глаза насекомого. Установлено, что острота зрения насекомых изменяется вместе с шириной полос, по такой же сигмообразной кривой, как и у человека.

Острота зрения у двукрылых. При помощи оптомоторной реакции было установлено, что у дрозофилы острота зрения меняется по сигмообразной кривой, как функция логарифма яркости (так же, как у человека, пчелы и ракообразных). Степень различения яркости, повидимому, зависит (закономерность точно еще не установлена) от общего числа активных зрительных элементов, а не от скорости увеличения числа возбужденных элементов; число последних может продолжать возрастать, в то время как острота зрения давно достигла своего максимума.

При *слабом освещении* разрешающая способность глаза дрозофилы очень мала, да и в оптимальных условиях освещения она в 1 000 раз меньше разрешающей способности глаза человека (Гехт и Вальд, 1934; Гехт и Вольф, 1929). Уменьшение разрешающей способности глаза при слабом освещении, по мнению некоторых авторов, объясняется тем, что порог чувствительности у отдельных омматидиев различен и при слабом освещении функционируют только наиболее чувствительные из них (Будденброк и Шульц, 1933). Другие считают, что в зависимости от интенсивности освещения меняются нервные связи омматидиев (Гехт и Вальд, 1934; Гехт и Вольф, 1929). Разрешающая способность омматидиев, расположенных в разных участках глаза (в особенности аппозиционного глаза), различна вследствие их неодинакового строения. У дрозофил разрешающая способность глаза изменяется в зависимости от того, движутся ли полосы в вертикальном или в горизонтальном направлении по отношению к омматидиям. «Критическая ширина» полос, начиная от которой глаз в состоянии воспринимать их движение, неодинакова для срединных и периферических омматидиев; но чувствительность соседних омматидиев всегда очень близка, и, вопреки утверждению Гехта, между двумя смежными элементами не бывает резких различий (Гавель, 1939). Острота зрения омматидиев также зависит от того, связаны ли они с одним или *несколькими нервами*. В передней зоне глаза мухи *Calliphora* возле линии фиксации одно нервное волокно связано со значительно меньшим числом омматидиев, чем в других участках сетчатки. Возможно, что эта зона соответствует центральной ямке глаза позвоночных (Баумгартнер, 1928).

Острота зрения у пчел. У пчел в оптимальных условиях острота зрения в 100 раз меньше, чем у человека, и, следовательно, больше, чем у дрозофилы. Угол зрения омматидия, измеренный на гистологическом препарате, обратно пропорционален остроте зрения, а последняя больше всего в омматидиях передних и средних участков глаза. Острота зрения слегка понижается к наружной и внутренней и резко—к верхней и нижней сторонам глаза. Глаз пчелы сильно *астигматичен*, и она гораздо лучше различает предметы, изображение которых получается в омматидиях, расположенных по вертикальной линии глаза, так как эти омматидии обладают втрое большей остротой зрения, чем омматидии, лежащие по горизонтальной линии. Пчела способна различать квадрат с длиной сторон в 5 *мм* на расстоянии 2,5 *см* или квадрат с длиной сторон в 20 *мм* на расстоянии 40 *см*. Прямоугольник высотой 20 *мм* и основанием 10 *мм* различается еще на расстоянии 40 *см*, если он расположен вертикально; эта же фигура, положенная горизонтально, не восприни-

мается уже на расстоянии 11 *см*. Практически пчелы способны различать цветные полосы на венчике некоторых цветков, если только они контрастируют с фоном лепестков (Баумгартнер, 1928). Располагая на всем пути пчелы, от улья до места сбора пищи, цветные таблички различного размера, можно приучить насекомое руководствоваться ими, при условии, чтобы они находились к ней под углом зрения не менее 1°. Острота зрения пчелы, определенная при помощи этого метода, примерно в 80 раз слабее остроты зрения человека (Вольф, 1931).

ВОСПРИЯТИЕ ДВИЖЕНИЯ

Стрекоза *Aeschna*. Способность воспринимать движения была тщательно изучена (Гаффрон, 1934) путем помещения личинок стрекоз *Aeschna* внутрь вращающегося цилиндра с черными полосами, за движением которых насекомые следовали, плывя вдоль стенок аквариума. Чем многочисленнее были полосы, тем четче проявлялась реакция.

Если перед вращающимся цилиндром, на который нанесены полосы, поместить неподвижный предмет, то личинки выбрасывают по направлению к последнему маску (вследствие кажущегося им движения предмета) даже в том случае, если цилиндр внезапно останавливается. Подобная стойкость восприятия кажущегося движения зависит от раздражения. Она чаще проявляется в присутствии предметов неправильной формы, мелких размеров и окрашенных в красный цвет, чем предметов крупных, правильной формы и окрашенных в черный цвет. Когда личинка стрекозы *Aeschna* следует за движением вращающегося цилиндра, легко заметить, что она придерживается определенной границы между белой и черной полосами, а не поверхности самих полос. При замедлении вращения цилиндра насекомое сначала поворачивает вслед за ним голову, а затем и все тело; при быстром вращении цилиндра насекомое лишь поворачивается на месте, несколько наклоняясь в сторону. Обычно за время полного оборота цилиндра насекомое поворачивается на две трети или на три четверти, причем оно всегда стремится оставаться на уровне определенной полосы. Насекомое сильнее всего реагирует на вращение цилиндра с вертикально нанесенными черными и белыми полосами шириной 2,0—2,5 *см*. При наличии только 2—4 полос реагируют лишь немногие особи. Следовательно, имеет значение не только расчлененность поля зрения, но и *степень* его *расчлененности*. *Скорость вращения* цилиндра и *интенсивность освещения* также являются важными факторами. За пределами определенной скорости вращения уже нельзя вызвать рефлекторного выбрасывания маски даже путем усиления освещения. При освещении ниже определенной интенсивности рефлекс также не проявляется, даже в случае замедления вращения цилиндра. Нижний порог реакции соответствует 0,015—2,8 об/сек при интенсивности освещения 0,043—0,126 *лк*. Верхний порог реакции соответствует 50,9—56,8 об/сек при интенсивности освещения 0,536—0,626 *лк*. Иначе говоря, «порог мелькания» равен примерно 60 мельканиям в 1 сек. (личинки *Aeschna*—Зельцле, 1932; личинки *Anax*—Крозье, 1927). Соответствующая величина для человека равна 45—53.

Двукрылые. Минимальное перемещение полос, необходимое для проявления оптомоторной реакции, было измерено на *Pollenia* и *Musca*. Для этой цели между насекомым и цилиндром помещали экран из более или менее тесно сдвинутых полос белой бумаги.

Когда расстояние между полосами оказывалось равным 2 *см*, у мух проявлялась оптомоторная реакция даже в том случае, если движение полос было настолько быстрым, что для глаза человека они начинали сливаться вместе. Если же промежутки между полосами составляли 1 *см*—реакция отсутствовала.

Соответственно этим данным угол зрения должен был быть равен 5°, тогда как угол поля зрения омматидиев, измеренный на препарате, оказался равен 3°. Зрительное восприятие движения возникает при перемещении предмета на расстояние, достаточное для смещения его изображения с одного омматидия на другой; в противном случае движение зрительно не воспринимается. Следует добавить, что мухи способны отличать истинное движение предметов от перемещения их изображения на сетчатке, происходящего при движении самого насекомого. У мухи, помещенной внутрь двух вставленных один в другой цилиндров разной высоты, внутренний из которых вращается, а наружный (более высокий)—неподвижен, проявляется оптомоторная реакция, несмотря на то, что у этого насекомого должно возникнуть ощущение *кажущегося* движения полос в сторону, противоположную действительному направлению их движения. Полосы различной ширины, не превышающей 9 *см*, вызывают одинаковую реакцию; причем она проявляется и в том случае, если полосы нанесены в косом направлении или же на разном расстоянии друг от друга. Одна полоса не вызывает реакции, но при наличии двух полос реакция проявляется очень четко; следовательно, у мух реакция вызывается легче, чем у *Aeschna* (Гертц, 1934).

Пчелы. Если омматидии пчелы воспроизвести в увеличенном виде на прозрачной бумаге и затем наложить ее на черные и белые полосы, то можно понять, что восприятие полос должно быть различным в зависимости от их ширины и от отношения последней к диаметру самих омматидиев. Если полосы слишком узки, то вся схема может казаться крупнее своей истинной величины, тогда как контрастность ее уменьшается вследствие недостаточной разрешающей способности глаза. При определенной ширине полос их изображения вообще не воспринимаются, так как в каждый отдельный момент все омматидии воспринимают одинаковое «количество» белого и черного цвета; если полосы нанесены на вращающийся цилиндр, то оптомоторная реакция возникнет только в том случае, если телесный угол, под которым видны полосы, и угол зрения омматидиев последнего относятся как 1 : 1 или 1 : 3. При другой ширине полос и определенной скорости их движения можно наблюдать еще более сложные явления, как, например, вращение пчел в сторону, противоположную направлению перемещения полос, подобно тому, как у человека при виде быстро вращающихся колес возникает ощущения движения, направление которого противоположно истинному движению (Гертц, 1935). Пчел невозможно приучить узнавать какую-либо движущуюся фигуру, если рядом с ней будет находиться еще одна такая же, но неподвижная фигура. Однако дрессировка вполне удается в присутствии двух фигур, слегка отличающихся по контрастности их с фоном (Гертц, 1935).

Божьи коровки. У божьих коровок также проявляется оптомоторная реакция, и, кроме того, они, в отличие от других насекомых, реагируют на кажущиеся стробоскопические движения. Например, человеку, смотрящему на ряд быстро и последовательно зажигающихся электрических ламп, начинает казаться, что они движутся; то же самое ощущение возникает и у божьих коровок (*Coccinella*), но лишь при виде лампочек, зажигающихся настолько медленно, что у человека не создается впечатления их движения.

В противоположность другим насекомым, у божьих коровок оптомоторная реакция проявляется при вращении только очень небольшого числа полос (максимально 4). Реакции *Coccinella* соответствуют простой поправке пространственного положения, тогда как у других типов животных возникает ощущение подлинного движения (Гаффрон, 1934).

Насекомые, не обладающие оптомоторной реакцией. Отсутствие этой реакции обнаружено у уховерток, саранчевых (за исключением *Locusta migratoria* и *Dociostaurus*) и богомолов. Чрезвычайно странно, что богомолы, чувствительность которых к движению предметов хорошо известна, совершенно не реагируют на движение полос вращающегося цилиндра.

ВОСПРИЯТИЕ РАССТОЯНИЯ

Так как глаза насекомых неподвижны и неспособны к конвергенции, то очень трудно составить себе представление о механизме восприятия ими рельефа. Однако если определенная точка поля зрения расположена в месте пересечения осей определенных омматидиев, то насекомое способно определить, на каком расстоянии она находится (Экснер, 1891). Возможно, что при этом важным фактором является одинаковая освещенность соответствующих точек на сетчатке (Демоль, 1917). Это условие выполняется в полной мере у личинок *Aeschna*, когда предмет находится на воображаемой линии, служащей продолжением оси их тела, причем насекомое всегда стремится повернуться к предмету именно таким образом. Личинки *Aeschna* выбрасывают маску только в том случае, если добыча находится на расстоянии длины последней (Бальдус, 1926); взрослые особи *Cicindela* замечают свою добычу на расстоянии 12—15 *см*, но бросаются на нее только тогда, когда она оказывается в точке пересечения двух зрительных осей (Фридерихс, 1931). Расстояние до видимого предмета определяется насекомыми не приблизительно, а абсолютно точно. Личинки *Aeschna* схватывают добычу с одинаковой легкостью как при слабом, так и при полном освещении, причем определяют расстояние до нее даже через стекло (Вальдус, 1924). У нимф *Agrion* в определении расстояния важную роль играют антенны, но через 14 дней после их удаления оперированные насекомые так же точно схватывают добычу как и нормальные, руководствуясь, очевидно, только зрительными восприятиями (Альвердес, 1924). Муравьи также способны определять расстояние (Гоман, 1924). У нимф *Aeschna* и *Cicindela* при покрывании одного глаза лаком эта способность нарушается, но не исчезает полностью (Бальдус, 1926; Фридерихс, 1931), очевидно, вследствие компенсирующей функции антенн.

ПРОСТЫЕ ГЛАЗА, ИЛИ ГЛАЗКИ́

Глазки́ личинок и нимф. У личинок и нимф строение простых глазко́в крайне различно; иногда они напоминают омматидии сложного глаза (личинки *Lepidoptera*, *Trichoptera*, *Sialis*, *Collembola* и *Myrmeleon*). Личинки *Tenthreda* и многих жесткокрылых обычно обладают двумя глазка́ми, тогда как у насекомых перечисленных выше видов их гораздо больше. Преломляющий аппарат глазко́в состоит из прозрачной линзы, представляющей собой утолщение кутикулы; под линзой расположено несколько ретинул и рабдомов. Пигментные клетки встречаются не всегда. У личинок некоторых насекомых глазки́ имеют еще более простое строение; у *Ceratopogon* они состоят лишь из одной пары зрительных клеток, окруженных двумя пигментными клетками. Несмотря на простоту строения, эти глазки́ способны воспринимать свет и до некоторой степени даже форму; как мы уже сообщали выше, гусеницы способны различать цвета. У личинок *Cicindela* с каждой стороны головы имеется по 6 глазко́в—2 крупных, 2 мелких и 2 атрофированных. У крупных насекомых под линзой можно насчитать до 6 350 зрительных клеток. При помощи глазко́в личинки способны различать добычу (только движущуюся) на расстоянии 3—6 *см*, но бросаются на нее лишь в тот момент, когда она прикасается к мандибулам (Фридерихс, 1931). Светочувствительные органы личинок мух, расположенные на концах максилл, сходны с

глазками, лишенными пигмента. Некоторые авторы утверждают, что при удалении у насекомого максилл чувствительность его к свету исчезает (Эллсуорз, 1933), другие же считают, что она сохраняется (Уэлш, 1937; Пуше, 1872). Так как чувствительность к свету увеличивается вместе с возрастом личинки, то некоторые авторы предполагали, что имагинальные диски, представляющие собой зачатки сложных глаз, являются светочувствительными органами (Уэлш, 1937); однако последние, повидимому, все же расположены на максиллах (Дебош).

Глазки́ взрослых особей. Глазки́ взрослых особей обычно под одной линзой содержат большое число ретинул. Иногда глазки́ представляют собой лишь непигментированное пятно на кутикуле, под которой лежит несколько рабдомов. У стрекоз *Agrion* и *Libellula* глазки́ имеют тапетум, и при перенесении насекомого из темноты на яркий свет пигмент в течение нескольких секунд собирается вокруг ретинул (Ламмерт, 1925; Гесс, 1920). Поверхность глазко́в иногда больше поверхности отдельных фасеток сложного глаза, и в них, повидимому, попадает большее количество световых лучей (*Eristalis* и *Formica*). Раньше считали, что в глазка́х не получается четкого изображения предмета, так как последнее обычно формируется за сетчаткой; однако через преломляющий аппарат глазко́в удалось получить отчетливые фотографические изображения (Детьер, 1941).

На основании этих данных было сделано заключение, что глазки́ способны различать слабые изменения интенсивности света. Повидимому, они необходимы для нормальной функции сложных глаз. Муравьи с глазка́ми, покрытыми лаком, ведут себя, как слепые (Гоман, 1924), а пчелы и дрозофилы перестают реагировать на свет (Мюллер, 1931; Бозлер, 1925). Кроме того, как мы уже сообщали, глазки́ являются стимуляторными органами, обусловливающими возникновение или усиление фототропизма. Вполне возможно, что у разных насекомых функции их различны (Мюллер, 1931; Уигглсуорз).

ОСЯЗАНИЕ

Осязательные восприятия без достаточных оснований часто связывают с разнообразными волосками и щетинками, густо покрывающими наружные покровы насекомых и, конечно, чувствительными не только к осязательным раздражениям. Мы лишь бегло рассмотрим эти образования, так как они подробно описаны анатомами, а данные об их физиологии чрезвычайно скудны.

Осязательные волоски. Строение этих волосков, или *сенсилл*, очень просто. Они состоят из волоска с сочленовным основанием, связанным биполярной нервной клеткой с центральной нервной системой. На ноге таракана имеются осязательные волоски и шипы. При раздражении чувствительных волосков катодный осциллограф, соединенный с бедренным нервом, отмечает появление ряда коротких волн, чрезвычайно сходных с волнами, возникающими при раздражении осязательных органов позвоночных животных. При раздражении же шипов ответная реакция изменяется в зависимости от направления оказываемого на них давления; частота же колебаний зависит от продолжительности раздражения. Эта реакция напоминает скорее проприоцептивные реакции позвоночных животных (Памфрей, 1936). Антенны церки и голени «тенелюбивых» насекомых (тараканы и уховертки) густо покрыты осязательными волосками; эти волоски, очевидно, воспринимают колебания почвы и, быть может, движение воздуха (Памфрей и Роудон-Смит, 1936). Быстрые движения антенн являются весьма чувствительным показателем интенсивности обмена; у таракана при внезапном увеличении

интенсивности раздражения они, так же как и дыхательные движения, сначала замедляются, а затем полностью прекращаются (Эрлих, 1943).

ЧИСЛО ВЗМАХОВ АНТЕНН *PERIPLANETA AMERICANA* В ТЕЧЕНИЕ 30 СЕК. (из Эрлиха, 1943)

Насекомое, готовящееся к копуляции	95
Дерущееся насекомое	75
Голодное насекомое, получившее пищу	72
Насекомое в состоянии покоя в укрытом месте	60
Насекомое в клетке	58
Насекомое в начале ночной активности	57
Насекомое в состоянии дневной активности (слабая активность)	55
Насекомое при исследовании нового жилья	55
Насекомое во время приема пищи или питья	50
Насекомое, покидающее укрытие	47
Насекомое во время чистки придатков тела	45
Насекомое во время поисков пищи	36
Насекомое после чистки придатков	30
Насекомое перед наступлением вечерней активности	10
Насекомое в состоянии покоя под укрытием	5

Высказывалось предположение, что антенны могут представлять собой органы, чувствительные к «прикосновению на расстоянии», подобно тем, которые наблюдаются у летучих мышей (Прюффер, 1929—1936). Волоски (*трихоидные сенсиллы*) антенн гусениц, несомненно, являются органами осязания (Детьер, 1941).

Колоколовидные сенсиллы. Колоколовидные сенсиллы (sensilla companiformes) не выступают над поверхностью покровов и имеют форму колокола, чем и объясняется их название; отросток биполярной нервной клетки заканчивается утолщением с расширенной головкой (сколопидий). Эти органы у большинства насекомых чрезвычайно многочисленны (*Periplaneta*—Прингль, 1938; *Dytiscus*—Гохрейтер, 1912; *Lepidoptera*—Фогель, 1941; *Diptera*—Пфлугштедт, 1912; личинки *Caenis*—Истхэм, 1936). По поводу их физиологического значения было выдвинуто много разных гипотез, например чувствительность к давлению воды или воздуха (Гохрейтер, 1912; Ньютон, 1931; Шенк, 1903; Фрейлинг, 1909). Однако все эти предположения делаются скорее на основании анатомического строения этих образований, чем их физиологии. В действительности они, повидимому, чувствительны главным образом к *деформации кутикулы*, так как у *Periplaneta orientalis* электрические явления в нерве возникают только при сильном давлении, вызывающем деформацию наружных покровов, и не наблюдаются при химических, термических и других раздражениях. Кроме того, раздражение колоколовидных сенсилл вызывается не движением конечностей насекомого, а лишь деформацией, происходящей под влиянием внешнего агента; например, колоколовидные сенсиллы лапки возбуждаются только тогда, когда конечность опирается на почву. Эти органы ориентированы в определенном направлении, и ответная реакция возникает только в том случае, если слагающая приложенной силы параллельна главной оси сенсилл. Следовательно, по ориентации этих сенсилл можно заранее определить, к какому роду деформаций они чувствительны (Демоль, 1917; Прингль, 1947). Таким образом, колоколовидные сенсиллы представляют собой образования, промежуточные между осязательными и проприоцептивными органами. Функции *колоколовидных сенсилл* антенн гусеницы и *мелких базиконических сенсилл* (sensilla

basiconica) одинаковы, тогда как *крупным базиконическим сенсиллам*, повидимому, можно приписать, правда, на основании лишь косвенных данных, обонятельную функцию.

Антенны гусениц вследствие очень ограниченного числа расположенных на них сенсилл представляют собой замечательный объект для исследований (Детьер, 1941).

ХОРДОТОНАЛЬНЫЕ И ПРОПРИОЦЕПТИВНЫЕ ОРГАНЫ

Хордотональные органы в основном состоят из связки, натянутой между двумя участками кутикулы, из которых, по крайней мере, один должен обладать гибкостью, как, например, межсегментная мембрана; эти органы непосредственно связаны с нервными клетками. Многообразие строения хордотональных органов детально описано в многочисленных работах морфологов (Дебош, Дебесье). Эти органы в чрезвычайно большом количестве расположены на теле насекомого (Слифер, 1935—1936; Демоль, 1917; Еггерс, 1936) и на его различных придатках (ноги, антенны, пальпы, основания крыльев, общая полость тела и т. п.). Хордотональные органы почти несомненно являются проприоцептивными органами, и при их помощи насекомое ощущает положение своих конечностей. Однако это точно доказано только по отношению джонстонова органа, который находится во втором членике антенн (pedicellum) и прикрепляется одним концом к стенке этого членика, а другим—к межсегментной мембране третьего членика антенны. Этот орган реагирует на пассивное перемещение антенн (Мак-Инду, 1922; Фогель, 1921). Можно предположить, что вертячка (*Gyrinus*), антенны которой прикасаются к поверхности воды и у которой джонстонов орган особенно сильно развит, способна ощущать изменения поверхностной пленки воды и таким образом может избегать столкновений с предметами и другими особями. В самом деле, вертячка, лишенная антенн, натыкается на стенки аквариума (Еггерс, 1926); тот же результат получается и при каутеризации отдельных участков ножки антенны (де Вильд, 1941).

Вполне возможно, что роль проприоцептивных органов играет также и сеть нервных волокон, образующаяся возле некоторых органов и состоящая из концевых разветвлений элементов центральной (Заварзин, 1912; Хольмгрен, 1896; Демоль, 1917) или висцеральной (Орлов, 1914) нервной системы.

ОРГАНЫ РАВНОВЕСИЯ

У насекомых редко встречаются органы, подобные статоцистам других видов животных; они были обнаружены лишь у 2—3 видов: у личинок *Limnobiides* (Штуднитц, 1932) в последнем сегменте брюшка и у личинок *Ptychoptera contaminata* в 10-м или 11-м сегментах брюшка (Вебер, 1923). Возможно, что так называемый орган Грабера у личинок слепней (*Tabanidae*) имеет подобное же значение, но точно это не установлено (Камерон, 1934). У личинок *Limnophila* при удалении статоцистов исчезает проявление положительного геотропизма; но так как два других вида *Limnophila* не были исследованы, то благоразумнее было бы пока не делать никаких заключений о роли подобных органов. Результаты многочисленных наблюдений показывают, что и у насекомых других видов существует чувство равновесия, но рецепторы, при раздражении которых это ощущение возникает, не локализованы. Проявление геотропизма, широко распространенного среди насекомых, говорит о существовании подобного чувства; заметим, что у плавунца отрицательный геотропизм сохраняется и при перемещении центра тяжести насекомого путем подвешивания при помощи блока груза к передней части его тела, что должно исключить возможное механическое

действие веса самого брюшка (Цейзер, 1934). То же самое наблюдается и у палочника (Прехт, 1942).

У водяных клопов имеются совершенно иные органы равновесия. Мы уже упоминали, что эти насекомые при погружении в воду захватывают более или менее крупные пузырьки воздуха при помощи гидрофобных волосков. Некоторые из этих волосков соприкасаются с поверхностью воздушных пузырьков, и, таким образом, насекомое ощущает малейшее изменение объема последних.

На волосках имеются различные анатомические приспособления, еще более облегчающие им выполнение этой функции.

Гидростатический орган *Nepa*. Гидростатический орган водяного клопа *Nepa* устроен совсем по другому принципу. Он состоит из чашечек, расположенных на нижней поверхности трех брюшных сегментов и сообщающихся друг с другом при помощи трахейной системы (рис. 55). Если давление в передних и в задних чашечках неодинаково, то происходит некоторое уплощение мениска в чашечках, наиболее удаленных от поверхности воды, и, наоборот, легкое увеличение выпуклости в чашечках, наиболее близких к ней; эта деформация раздражает сенсиллы, которые передают раздражение в центральную нервную систему. Реакция проявляется и в случае нарушения целостности всей системы, причем разрушение только одной чашечки нарушает проявление реакции сильнее, чем разрушение двух симметричных образований. Кроме того, личинки *Nepa* обладают также некоторой чувствительностью к изменениям давления и нарушениям равновесия, обусловливаемым раздражением проприоцептивных органов тела (Торпе и Крисп, 1947).

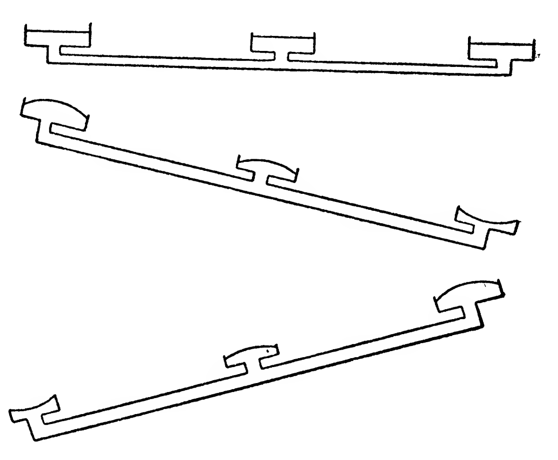


Рис. 55. Схематическое изображение модели гидростатического органа *Nepa*. В воду погружается система, состоящая из трех расширений с деформирующимися мембранами, соединенными трубками, заполненными воздухом. (Из Торпе и Криспа, 1947.)

Взрослые особи обладают подобным же органом. Если ослепленный *Nepa* взбирается на какой-нибудь предмет, то при повороте последнего он меняет направление движения; эта реакция исчезает при разрушении дыхательных бороздок (Баунакке, 1912). Как мы уже отмечали, *Nepa* и *Corixa* способны ощущать положение своего тела, причем импульсы, очевидно, передаются в мозг, так как перерезка коннектив глоточных ганглиев вызывает у насекомого потерю чувства равновесия. Перерезка брюшных нервов и срединный разрез через мозг не оказывают подобного действия. Последнее доказывает, что рецепторные пути в мозгу не перекрещиваются (Оверман, 1936). Наконец, у *Belostoma* (*Lethocerus*) органами равновесия служит пара брюшных дыхалец, глубоко впячивающихся внутрь тела и покрытых длинными волосками (Вебер, 1930).

Органы чувств *Aphelocheirus*. У *Aphelocheirus* орган, чувствительный к давлению, представляет собой углубление в покровах второго брюшного стернита. Оно лишено тонких волосков, покрывающих брюшную поверхность тела насекомого, и покрыто очень длинными гидрофобными волосками,

крайне многочисленными и расположенными наклонно к поверхности тела. Между ними находятся более тонкие волоски, связанные с нервной клеткой. При изменении давления тонкие волоски сгибаются вследствие сжатия удерживаемого ими слоя воздуха и возбуждают нервную клетку. Вблизи этих волосков находится также трахейный мешок, сложенный наподобие гармоники, роль которого довольно загадочна (он встречается и у других водяных клопов); возможно, что он чувствителен к изменению парциального давления кислорода (Торпе и Крисп, 1947).

У насекомых многих видов при пассивном перемещении их тела в полной темноте антенны принимают характерное положение. Следовательно, можно предполагать, что антенны являются органом равновесия, подобно ушному лабиринту позвоночных (Вольф). Так, например, у *Donacia*, *Bombus* и *Stenonotrus* при вращении плоскости, на которой закреплено насекомое, антенны наклоняются в сторону, противоположную направлению вращения; а у *Gryllus*—в ту же самую сторону. У пчелы, закрепленной на горизонтальном вращающемся столике, антенна, направленная в сторону движения, отклоняется под углом 90°, другая же вытягивается вперед. По мнению Вольфа, эти движения вызываются силой тяжести. Однако в таком случае они должны были бы продолжаться в течение всего раздражения, тогда как они носят спазматический характер, беспорядочны, длятся непродолжительное время и могут сменяться движениями, направленными в противоположную сторону. Следовательно, этот вопрос следует считать еще не решенным (де Вильд, 1941).

СЛУХ

Основные различия в слуховых восприятиях насекомых и человека заключаются в следующем:

1) у насекомых осязательные раздражения, повидимому, воспринимаются как слуховые;

2) у насекомых орган слуха состоит из образования, сосредоточенного в одном участке (барабанная перепонка), и из отдельных образований, рассеянных по всему телу (слуховые щетинки);

3) насекомые воспринимают ультразвуки.

ЧАСТОТА КОЛЕБАНИЙ ВОСПРИНИМАЕМЫХ ЗВУКОВ

Инфразвуки	0—8	Отсутствие реакции у большинства насекомых. В церках *Blatta* возникает ток действия (Памфрей и Роудон-Смит, 1939)
	8	
Звуки, воспринимаемые человеком	32	Нижний порог для щетинок гусениц (Миннич)
	600	Нижний порог для тимпанального органа сверчков (Памфрей и Роудон-Смит, 1939)
	870	Нижний порог для тимпанального органа *Pholidoptera* (Реген, 1914)
	1 024	Верхний порог для щетинок гусениц (Миннич)
	1 600	Нижний порог для *Amblycorypha* и *Pterophylla* (Уивер, 1933—1935)
	2 000	Раздражение всех слуховых органов *Conocephalus*
	2 000—3 000	Оптимальная частота колебаний для слуховых щетинок *Decticus* (Аутрум, 1940)
	2 480	Нижний порог для *Anacridium* (Оже и Фессар, 1925)
	3 072	Зона максимальной чувствительности у человека

Продолжение

Звуки, воспринимаемые человеком	6 000	Верхний порог улавливаемой осциллографом реакции церков *Blatta* (Памфрей и Роудон-Смит, 1939)
	13 000	Верхний порог для пожилых людей
	16 300	Верхний порог для тимпанального органа сверчков (Памфрей и Роудон-Смит, 1939)
	20 000	Верхний порог для молодых людей. Зона максимальной чувствительности тимпанальных органов прямокрылых.
		Раздражение слуховых органов только передних конечностей у *Conocephalus* (Аутрум, 1940)
Ультразвуки	40 000	Ниже верхнего порога для *Locusta* (Памфрей, Роудон-Смит, 1939)
		Верхний порог для *Anacridium* (Оже и Фессар, 1925)
	50 000	Верхний порог для *Pholidoptera* (Реген, 1912)
	90 000	Верхний порог для *Katydidae* (Уивер, 1933—1935)

СЛУХОВЫЕ ЩЕТИНКИ

Многочисленными опытами доказано, что слуховые щетинки, анатомически ничем не отличающиеся от других чувствительных волосков, способны воспринимать звуки. Гусеницы неподвижно застывают и сжимаются при внезапно раздавшемся звуке; эта реакция ослабляется или исчезает после сбривания щетинок (*Vanessa antiopa*—Миннич, 1921), посыпания их мукой, обрызгивания мелкими капельками воды или анестезирования покровов (Эбботт, 1927). Чувствительные щетинки распределены по всему телу насекомого. Однако гусеницы, лишенные волосков и щетинок, воспринимают звуки в такой же мере, как и гусеницы, опушенные волосками, так что можно предположить, что функцию слуховых органов выполняют не только щетинки (Миннич, 1921). Слуховые щетинки имеются и у *Blattella germanica*, *Crioсеrа* (Байер, 1930), *Locusta* (Грабер, 1882), *Liogryllus*, *Thamnotrizon* (Реген, 1912—1914), *Agrotis* и *Catocala* (Еггерс, 1925). У насекомых, обладающих тимпанальным органом, некоторая чувствительность к звуковым раздражениям сохраняется и после его разрушения, но, несомненно, за счет раздражения слуховых щетинок.

Щетинки, повидимому, воспринимают *колебания значительно более низкой частоты*, чем колебания, улавливаемые тимпанальным органом: у гусениц от 32 до 1 024 двойных колебаний в 1 сек. (Миннич, 1936). В некоторых случаях гусеницы способны воспринимать осязательные раздражения, как звуковые. Если церкальный нерв *Periplaneta* соединить с катодным осциллографом, то последний при звуковом раздражении отмечает появление в нерве тока действия; эта реакция, несомненно, обусловливается чувствительностью щетинок, покрывающих вентральную поверхность тимпанального органа, так как она исчезает при смазывании этого участка тела вазелином. *Нижний порог* реакции установить не удается; она проявляется даже при колебаниях крайне низких частот, совершенно не улавливаемых ухом человека. При раздражениях частотой 100—1 600 двойных колебаний в 1 сек. ответная реакция синхронна; выше этого предела синхронизм исчезает, но реакция остается вполне четкой при частоте раздражений до 6 000 двойных колебаний в 1 сек. (Памфрей и Роудон-Смит, 1936). Так как у таракана церки, кроме того, очень чувствительны к малейшему колебанию

воздуха, а у сверчка—к колебанию субстрата (Памфрей и Роудон-Смит, 1936), то, очевидно, можно считать, что этот орган обладает сложной функцией; трудно сказать, играют ли в ней основную роль осязательные или слуховые ощущения и в какой именно момент одно ощущение превращается в другое.

Муравьи реагируют на звук только тогда, когда они оказываются в центре стоячих волн, а не у их вершины, как млекопитающие и человек. У насекомых, не имеющих тимпанального органа (муравьи), раздражением, вызывающим слуховые восприятия, повидимому, является не изменение давления, а скорость движения молекул, максимальная в центре волн. Действительно, наблюдения показали, что некоторые волоски антенн начинают колебаться при помещении насекомого в центр волн, где амплитуда движения частиц уменьшена до 2 μ (Аутрум, 1936).

Известно также, что самцы комаров реагируют на все звуки, вызывающие колебание длинных щетинок на их антеннах, причем эти щетинки чувствительны главным образом к звукам, близким к четвертому «до», т. е. почти соответствующим звуку жужжания самки (Майер, 1874).

ТИМПАНАЛЬНЫЕ ОРГАНЫ И ИХ ФИЗИОЛОГИЯ

Эти органы, строение которых может быть более или менее сложным, находятся у саранчевых по обеим сторонам груди, у *Tettigoniidae*—на голенях, у *Notodontidae*, *Lymantriidae* и *Noctuidae*—в заднегруди и у *Geometridae* — в первом брюшном членике (Еггерс, 1925). Более примитивные образования описаны Вотцелем (1933) у *Plea* и *Corixa* (в среднегруди), *Nepa* и *Naucoris* (в средне- и заднегруди). Все тимпанальные органы примерно одинаковы и состоят из тонкой круглой барабанной перепонки, отделяющей собственно тимпанальный орган от наружного воздуха, с которой тем или иным способом соединяется более или менее многочисленная группа сколопидиев. Так как эти органы прекрасно описаны анатомами и гистологами, мы не будем касаться их строения (Швабе, 1906; Демоль, 1917).

Хордотональным органам приписывают роль органов слуха; но, очевидно, они не всегда выполняют эту функцию. Например пчелы, обладающие большим числом подобных образований, повидимому, лишены слуха, и их нельзя приучить находить пищу по звуку определенного тона (Кронинг, 1930). Прилегающие к тимпанальным органам трахейные пузыри, например у цикад, возможно, служат резонаторами. Связанные с последними *сколопидии*, длина которых относится как 2 : 3, по, быть может, слишком поспешному заключению некоторых авторов, функционируют как резонаторы, соответствуя диапазону звуков примерно в одну октаву (Фогель, 1923).

Эти органы, подобно слуховым щетинкам, воспринимают как колебания воздуха, так и колебания твердых тел. Тимпанальные органы передних конечностей кузнечиков необычайно чувствительны к колебаниям субстрата; при оптимальной частоте колебаний (2 000—3 000 в 1 сек.) они воспринимают колебания с амплитудой 0,036 μ ($^1/_3$ диаметра атома водорода). Можно предполагать, что при наличии подобной чувствительности некоторые звуки воспринимаются путем передачи колебаний через субстрат. *Сколопидии* лапок также чувствительны к колебаниям (только значительно более грубым) твердых тел (Аутрум, 1940). Если даже исключить возможность передачи звуковых колебаний через субстрат, следует обратить внимание на тот факт, что у многих ночных насекомых (*Catocala*, *Agrotis*, *Amphipyra*) в ответ на высокие звуки начинают вибрировать крылья (Тэрнер, 1914), причем эта реакция исчезает после разрушения барабанной перепонки и никогда не наблюдается у насекомых, не обладающих тимпанальными органами (Еггерс, 1925; Кеннель и Еггерс, 1933). Некоторые авторы предполагают, что тимпанальные органы способны также реагировать на вибрацию крыльев

(например, у комаров), или же что они являются проприоцептивными органами (Еггерс, 1923).

Биологическая роль этих образований у чешуекрылых не установлена, но хорошо известно, что у прямокрылых они служат для привлечения особей другого пола. У сверчков стрекотание самцов привлекает самок на расстоянии более 10 *м*. Самцы, лишенные звуковых органов, не привлекают самок, которые неизменно направляются к микрофону, передающему стрекотание. Кузнечик *Conocephalus* (очень мелкое насекомое) привлекает самку на расстоянии 3 *м*, а *Locusta cantans* (крупное насекомое)—на расстоянии 38 *м* (Аутрум, 1940). То же самое наблюдается у большинства прямокрылых (Байер, 1930). У сверчков самка привлекается скорее ритмом, чем интенсивностью и тембром стрекотания (Уивер, 1933), тогда как у кузнечиков, напротив, самки более чувствительны к интенсивности звуков (Памфрей, 1940).

Однако каким образом самки кузнечиков могут определять по стрекотанию самца его местоположение? Механизм определения источника звука у саранчевых вполне понятен, так как их парные тимпанальные органы занимают на груди неизменное положение. У кузнечиков же голени передних ног, на которых расположены эти органы, находятся в непрерывном движении, и поэтому в данном случае невозможна локализация источника звука по разнице во времени, за которое звуки достигают парных органов самки. Кроме того, самки способны локализовать местоположение самца и при наличии только одной передней конечности; следовательно, направление звука определяется при наличии лишь одного рецептора. Действительно, при регистрации тока действия в изолированной ноге этого насекомого обнаружилось, что он изменяется в зависимости от направления звука; реакция минимальна, когда источник звука находится на оси тимпанального органа с двойным отверстием. Следовательно, изменения положения конечностей не мешают, а способствуют ориентации самки. Однако этот рецептор чувствителен только к высоким звукам и не реагирует на низкие (Аутрум, 1940).

Самцы *Thamnotrizon* (*Pholidoptera*) стрекочут попеременно, отвечая друг другу, только при наличии нормальных тимпанальных органов; при удалении этих органов стрекотание становится крайне беспорядочным. Если в центры двух рупоров поместить двух самцов *Thamnotrizon*, то их стрекотание будет согласованным до тех пор, пока раструбы рупоров обращены друг к другу; при поворачивании их в разные стороны каждое насекомое начинает стрекотать независимо от другого (Реген, 1914).

ЗВУКОВЫЕ ОРГАНЫ

Насекомые способны производить звуки различным способом:

1. Ударами по субстрату, как, например, личинки жука могильщика (*Anobium*), солдаты термитов и личинки шершней (Гонтарский, 1941).

2. Саранчевые издают звуки путем трения верхнего края костальной жилки заднего крыла о нижний край переднего крыла или внутренней поверхности бедра о наружный край переднего крыла. *Locustidae* и *Grylliidae*—трением двух специальных участков передних крыльев, а муравьи—трением стебелька о зубчатую поверхность суженной части брюшка. Муравьи способны издавать ультразвуки, которые, однако, не оказывают никакого действия на их поведение (Аутрум, 1940). Пчелы также издают ультразвуки (Роз, Саворнен и Казанова, 1948).

3. У основания брюшка самцов цикад находится выпуклая мембрана, которая при сокращении мощной мышцы вдавливается внутрь тела; при повторных и быстрых сокращениях этой мышцы мембрана производит очень сильный звук. Бражник *Acherontia atropos* производит звуки,

выбрасывая воздух из пищевода через ротовую полость, а пчелиные матки—выпуская воздух через дыхальца (Вебер, 1933). Звуки, издаваемые мухой *Calliphora* при полете, повидимому, производятся подобным же образом или же возникают, быть может, вследствие колебания покровов грудных члеников или трения основания крыльев о склериты (Иммс, 1935).

4. Жужжание производится тремя способами, и роль его различна у разных видов насекомых. Оно происходит либо вследствие вибрации крыльев (наиболее низкие тона), либо при выпускании воздуха через дыхальца, запирательный аппарат которых, вибрируя, издает высокие звуки—весьма спорное предположение, вероятно, не приемлемое с точки зрения законов физики (Сотавалта, 1947; Мелин, 1941), либо при вибрации брюшных сегментов (Маршаль). Тон жужжания изменяется в зависимости от степени раздражения насекомого и играет, быть может, некоторую роль в привлечении особей различного пола (Мелин, 1941).

ВКУС

В настоящее время мы располагаем огромным числом работ, посвященных детальному исследованию восприятия вкусовых ощущений насекомыми многих видов. Например, физиология вкуса пчелы разработана почти с такой же полнотой, как и физиология вкуса человека, в основном благодаря классическим работам Фриша и его учеников.

ВКУС У ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ. ПЧЕЛЫ

У пчел органы вкуса расположены на трех различных участках тела: у ротового отверстия и на пальпах, на лапках и на антеннах. Функция этих органов различна, поэтому их удобнее рассматривать каждый в отдельности.

Рецепторы рта. Изучение вкусовых восприятий насекомых производится путем их дрессировки, причем к вкусовой пробе примешивают отталкивающие (горькие и кислые) вещества. Пчелы способны различать вкус сладкий, горький, кислый и соленый. Было исследовано 34 вида различных сахаров, из которых 30 вызывали ощущение «сладкого» у человека и только 9—у пчел. Пороговая концентрация для этих сахаров очень различна. Например, для сахарозы она соответствует 34,2-процентному раствору (нормальный раствор); однако некоторые особи реагируют и на $^1/_4$ н. раствор.

Раствор $^1/_8$ н. никогда не вызывает у насекомых ощущения «сладкого». Чувствительность органов вкуса изменяется в зависимости от внешних условий, физиологического состояния насекомого и от его возраста; наибольшее притупление вкуса наблюдается у старых пчел. *Состояние сытости* насекомого также имеет большое значение. У сытой пчелы порог повышается, так же как у человека, получающего сахарный раствор за 5—10 мин. до испытания. Подобное повышение порога у пчелы и человека не зависит от осмотического давления, вязкости раствора и даже температуры (в довольно широких пределах). Высота порога также не меняется под влиянием ощущения запаха цветов или меда. У пчел, голодавших в течение нескольких часов, порог вкусовых восприятий (для сахарозы), напротив, понижается на вполне определенную величину (от $^1/_8$ н. до $^1/_{16}$ н.). Глюкоза, фруктоза, α-метилглюкозид, мальтоза, трегалоза и мелецитоза кажутся пчеле, так же как и человеку, сладкими, а фруктоза и инозит, повидимому,—несколько менее сладкими. Эритрит, кверцит, маннит, сорбит, дульцит, различные метилглюкозиды, арабиноза, ксилоза, рамноза, галактоза, манноза, сорбоза, лактоза, мелибиоза, целлобиоза, гентиобиоза и рафиноза, очевидно, воспринимаются пчелами лишь слегка сладковатыми, тогда как человек ощущает их сильно

сладкими, за исключением маннозы и гентиобиозы, которые человек ощущает горьковатыми. В нектаре цветов содержатся сахара, наиболее привлекающие пчел: сахароза, глюкоза и левулеза (рис. 56). В меде находятся мелецитоза и трегалоза. Следовательно, в естественных условиях пчелы не находят только α-метилглюкозид и мальтозу. Правда, в медвяной росе содержатся также рафиноза, маннит и дульцит, не сладкие для перепончатокрылых. Сахарин и дульцит не вызывают у пчел ощущения сладкого, а сильно концентрированные растворы этих веществ пчелы даже отказываются принимать. Сахарин и дульцит ощущаются как сладкие только человеком и некоторыми рыбами (пескарь). Птицы (куры, голуби), моллюски (*Limnea*) и ракообразные, так же как и насекомые, растворы этих веществ не отличают от чистой воды (Фриш, 1934).

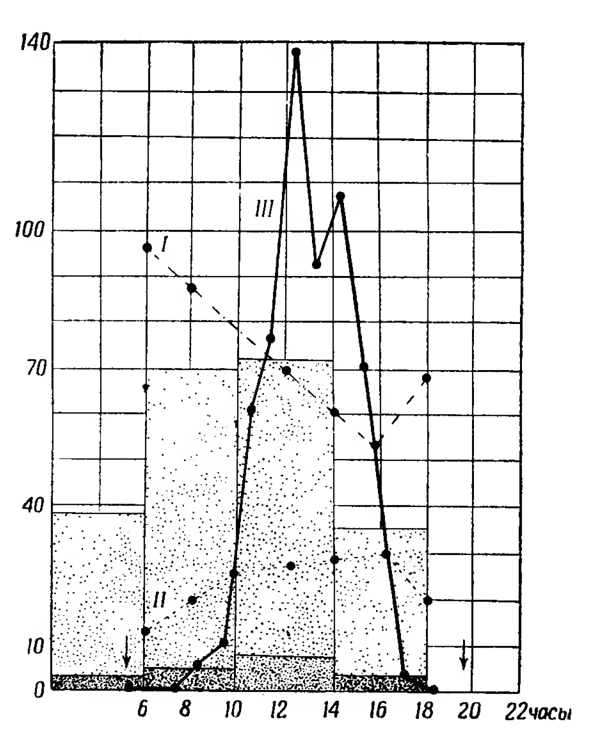
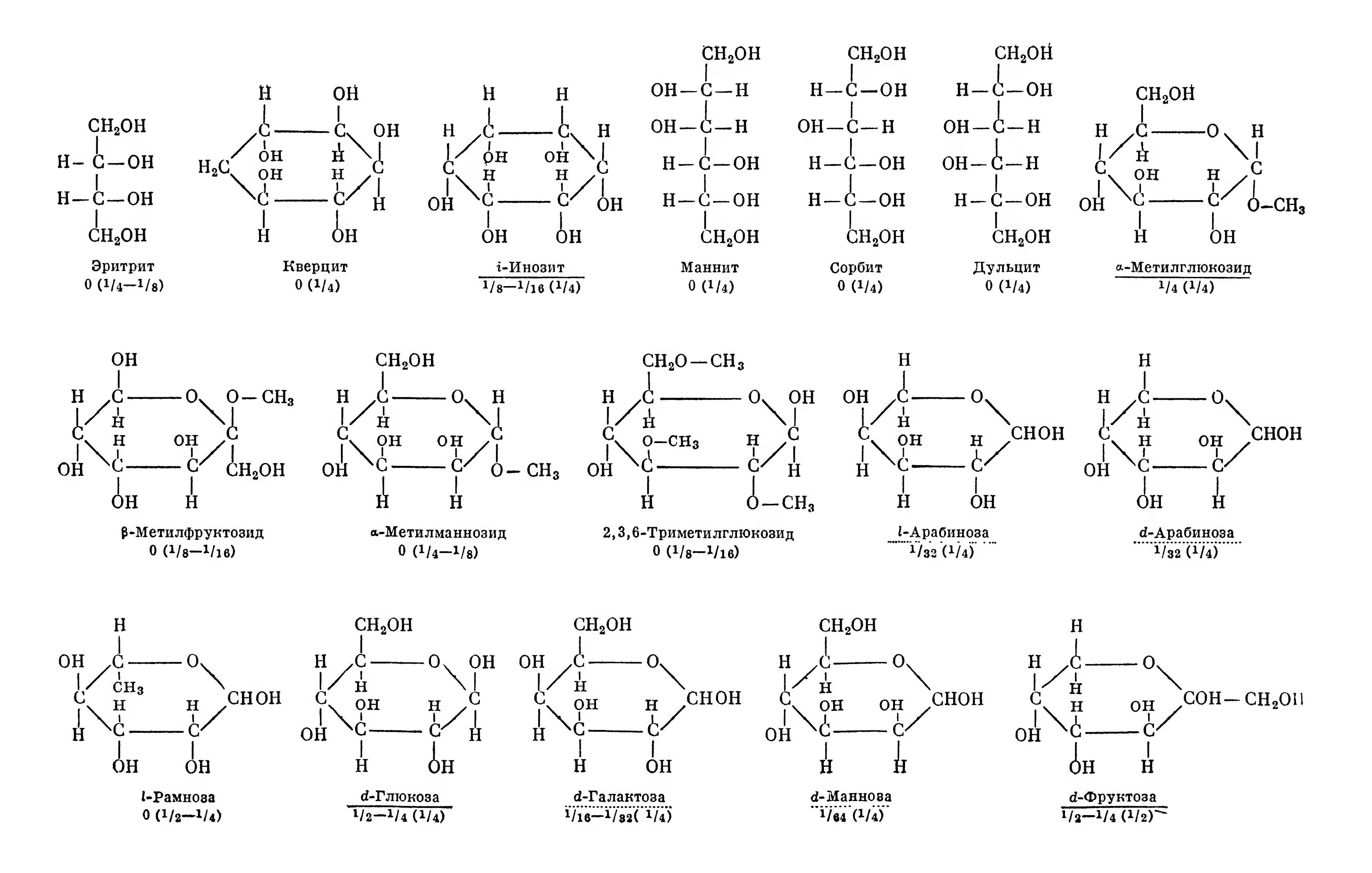


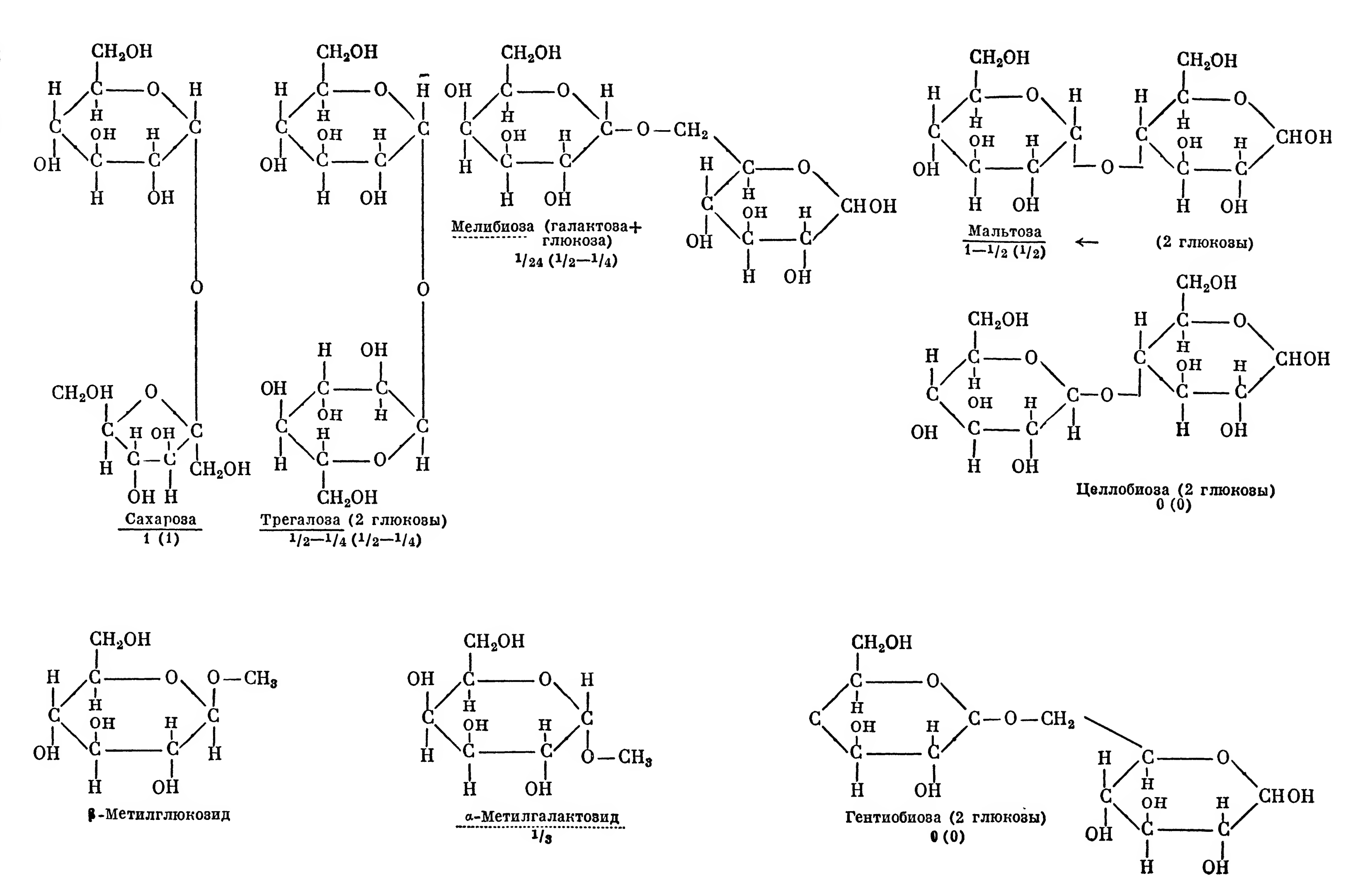
Рис. 56. Посещение пчелами цветка *Anchusa capensis*.

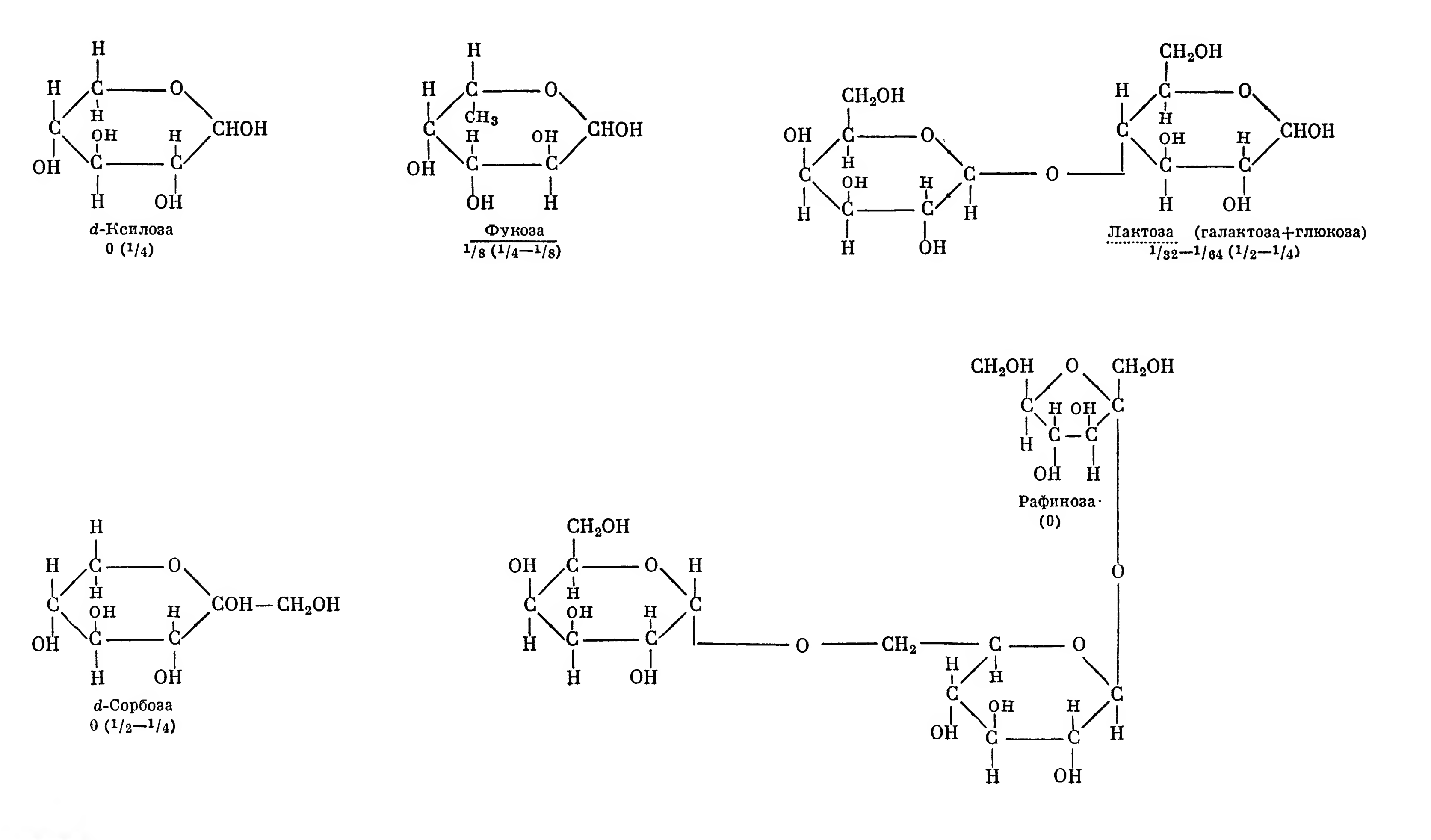
I—влажность воздуха; *II*—температура воздуха *III*—число пчел. Столбцы с редкими точками—количество нектара; столбцы с частыми точками—концентрация сахара в нектаре. (По Бейтлеру.)

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ВЕЩЕСТВ И ВЫЗЫВАЕМЫЕ ИМИ ВКУСОВЫЕ ОЩУЩЕНИЯ

Ощущение сладкого. Все сахара, воспринимаемые пчелами как сладкие, обладают циклическим строением, но не все циклические сахара ощущаются ими как сладкие. Было высказано предположение, что степень сладости данного сахара определяется числом содержащихся в нем гидроксильных групп, но лишь до определенного предела, за которым степень сладости опять понижается (см. схему). Однако это правило неприменимо к пчелам, так как среди гексоз с одинаковым числом гидроксильных групп одни воспринимаются этим насекомым как очень сладкие, а другие—как слегка сладковатые или даже безвкусные. Глюкоза привлекает пчел; галактоза и манноза, отличающиеся лишь положением гидроксильной группы в молекуле, почти не вызывают реакции, а манноза даже оказывает токсическое действие. Человеку эти сахара кажутся одинаково сладкими. Глюкоза и левулеза, строение которых различно, одинаково привлекательны для пчел; это объясняется, очевидно, тем, что чистая глюкоза или левулеза изомеризуются в растворе в смесь глюкозы и левулезы; вполне возможно, что в действительности только одно из этих веществ вызывает ощущение сладкого. Для выяснения этого вопроса следовало бы сравнить действие α-метилглюкозидов (сладких для пчел) и α-метилфруктозидов, так как первые из них не изомеризуются в растворе и, кроме того, наличие α-глюкозидной связи само по себе не определяет сладости вещества (галактоза и манноза после подобного замещения не становятся слаще). К сожалению, опыты Фриша оказались безуспешными вследствие того, что он использовал недостаточно чистый α-метилглюкозид.


Эритрит
0 (1/4—1/8)
Кверцит
0 (1/4)
i-Инозит
1/8—1/16 (1/4)
Маннит
0 (1/4)
Сорбит
0 (1/4)
Дульцит
0 (1/4)
α-Метилглюкозид
1/4 (1/4)
β-Метилфруктозид
0 (1/8—1/16)
α-Метилманнозид
0 (1/4—1/8)
2,3,6-Триметилглюкозид
0 (1/8—1/16)
l-Арабиноза
1/32 (1/4)
d-Арабиноза
1/32 (1/4)
l-Рамноза
0 (1/2—1/4)
d-Глюкоза
1/2—1/4 (1/4)
d-Галактоза
1/16—1/32 (1/4)
d-Манноза
1/64 (1/4)
d-Фруктоза
1/2—1/4 (1/2)


Сахароза
1 (1)
Трегалоза (2 глюкозы)
1/2—1/4 (1/2—1/4)
Мелибиоза (галактоза+глюкоза)
1/24 (1/2—1/4)
Мальтоза
1—1/2 (1/2)
(2 глюкозы)
Целлобиоза (2 глюкозы)
0 (0)
β-Метилглюкозид
α-Метилгалактозид
1/3
Гентиобиоза (2 глюкозы)
0 (0)



Подчеркнуты сахара, «сладкие» для пчел (пунктиром—слабо «сладкие»). Цифры показывают молекулярную концентрацию раствора сахарозы, вызывающего ощущение такого же сладкого вкуса, как и данное вещество; цифры в скобках соответствуют тем же величинам для человека (по Фришу).

Все полисахариды, содержащие галактозу, лишь слегка сладковаты или вообще не сладки. Полисахариды сладки только в том случае, если в их состав входят «сладкие» сахара, соединенные α-глюкозидной связью, например *дисахариды*—мальтоза и трегалоза (две глюкозы), сахароза (глюкоза + фруктоза), *трисахариды*—мелецитоза (глюкоза + фруктоза + глюкоза). Напротив наличие β-глюкозидных связей не определяет сладости или токсического действия вещества, например целлобиоза и гентиобиоза (по 2 остатка глюкозы).

Ощущение кислого. Ощущение кислого в основном определяется pH данного вещества. Однако человеку и пчелам слабые кислоты кажутся более кислыми, чем можно было бы ожидать, исходя из концентрации водородных ионов этих растворов. Для объяснения этого явления можно предположить, что слюна и органы вкуса сразу же захватывают некоторое количество ионов; в крепкой кислоте последние не замещаются вследствие полной их диссоциации. В слабых кислотах, напротив, диссоциация прогрессирует по мере исчезновения водородных ионов. Следовательно, ощущение кислого определяется титруемой кислотностью, т. е. количеством свободных ионов водорода. При подмешивании кислот к раствору сахарозы оказалось, что на пчел оказывает одинаковое действие добавление 0,0125 н. раствора соляной и 0,2 н. раствора уксусной кислот, тогда как у человека одинаковое ощущение вызывается 0,0125 н. раствором соляной и 0,02 н. раствором уксусной кислоты. Следовательно, пчелы по сравнению с человеком менее чувствительны к соляной и более чувствительны к уксусной кислоте. Результаты опытов, проведенных с другими органическими кислотами, показывают, что пчелам растворы кислот кажутся тем кислее, чем они менее диссоциированы, причем они ощущаются всегда более кислыми, чем это можно было бы ожидать, исходя из концентрации в них водородных ионов, т. е. истинной кислотности. Эта особенность наиболее ярко проявляется при действии крепких кислот. Так, 0,1 н. раствор уксусной кислоты кажется в 5,2 раза, а 0,2 н. раствор ее—в 7 раз кислее, чем это можно было бы предполагать по количеству диссоциированных водородных ионов. Следовательно, вкусовое ощущение определяется титруемой кислотностью вещества.

Ощущение соленого. По сравнению с человеком некоторые особи пчел более, а некоторые менее чувствительны к поваренной соли.

Ощущение горького. К хинину пчелы значительно менее чувствительны, чем человек; они охотно пьют сахарный сироп с хинином, который человеку кажется очень горьким. Колоцинтин ощущается пчелами как очень горький, а октоацетилсахароза—очень горькая для человека—кажется пчелам безвкусной, и поэтому ее можно было бы использовать для денатурации сахара, помещаемого в ульи, чтобы предохранить его от расхищения (Валь, 1932).

Пчелы значительно чувствительнее человека к кокаину и одинаково реагируют на эквимолекулярные растворы кокаина и хинина, тогда как для человека раствор кокаина должен быть в 4 раза более концентрированным, чем раствор хинина, чтобы вызвать одинаковое ощущение горечи.

Различают ли пчелы четыре основных вкуса и только ли четыре? На первый вопрос, повидимому, можно ответить утвердительно. При наличии раствора хинина и раствора соли, обычно одинаково отталкивающих, голодные пчелы способны «подавить свое отвращение» к первому из них, но продолжают отказываться от второго. Следовательно, они способны различать растворы этих веществ. Смесь кислого и соленого растворов (каждый из которых в отдельности принимается пчелами) отвергается ими, причем этого никогда не происходит со смесью кислого и горького растворов. Следовательно, пчелы способны отличать ощущение горького от соленого и воспринимают их при помощи разных рецепторов. Однако другие

горькие вещества, например алоин, арбутин и т. п., при добавлении их к кислым растворам вызывают реакции отказа. Значит ли это, что ощущения, объединяемые нами под понятием «горького», у пчел слагаются из двух качественно различных восприятий? Гораздо проще предположить, что эти вещества содержат еще какое-либо соединение, например соленое, влияние которого добавляется к действию кислого (Фриш, 1934; Пьерон).

Рецепторы лапок. На лапках пчел находятся рецепторы, чувствительность которых определяют по вытягиванию ротовых придатков пчелы в ответ на погружение ее ножек в сахарный раствор. Для рецепторов лапок, так же как и для рецепторов рта, пороговой концентрацией сахарозы является 1 н. раствор ее (Маршалл, 1935).

Рецепторы антенн. Тем же методом было установлено, что у пчел рецепторы антенн чувствительны к $^1/_{12}$ н. раствору сахарозы. Для пчел сборщиц меда, чувствительность которых к вкусовым раздражениям значительно выше, пороговой концентрацией сахарозы и глюкозы является 2,5—0,3-процентный раствор.

Пороговая концентрация левулезы, маннита, арабинозы и метилглюкозидов значительно выше. На антраниловую кислоту, галактозу, глицерин, гликокол и сахарин пчела не реагирует. Вытягивания хоботка не происходит при добавлении к сахарозе следующих веществ:

Серная кислота—0,05—0,005 н. раствор
Соляная кислота—0,05—0,005 » »
Уксусная и муравьиная кислоты—0,25 н. раствор
Щавелевая кислота—0,1 н. раствор
Едкий натр—0,1—1 н. раствор
Сернокислый стрихнин—0,01—0,001 н. раствор
Солянокислый хинин—0,00001 н. раствор
Сулема—0,02-процентный раствор

Голодные пчелы иногда реагируют и на прикосновение антенн к чистой воде. Эта реакция тормозится добавлением 0,001 н. раствора соды, 0,05 н. раствора серной кислоты, 0,1 н. раствора муравьиной кислоты или концентрированных растворов хлористого натрия. Рецепторы антенн расположены на 8 дистальных члениках.

Чем слаще раствор, тем большее количество его пчела поглощает; например, $^1/_2$ н. раствор сахарозы поглощается пчелой в количестве 42 *мм*³, 1 н. раствор—49 *мм*³ и 2 н. раствор —56 *мм*³. Чем концентрированнее раствор, тем больше к нему слетается пчел сборщиц меда (Фриш, 1934).

Повидимому, существует связь между сладостью вещества и его усваиваемостью; например, 9 веществ, воспринимаемых пчелой как сладкие, могут усваиваться ее организмом.

Вкус у других перепончатокрылых. Муравьи (также хорошо изученные) в этом отношении сильно отличаются от пчел (табл. 52). Например, *Lasius niger* не привлекает галактоза, но, в противоположность пчелам, привлекает рафиноза (трисахарид, содержащий галактозу), которая кажется ему (в отличие от других видов муравьев) более сладкой, чем мелецитоза.

На антеннах муравьев также расположены органы вкуса, при помощи которых они способны отличать чистую воду от подслащенной или ощущать в ней примесь кислоты или хинина (Шмидт, 1938).

Эти органы, быть может, связаны с особыми, пронизанными отверстиями пластинками, часто встречающимися на антеннах (Кунце, 1933; Миннич, 1930).

Таблица 52

ВЕЩЕСТВА, ВОСПРИНИМАЕМЫЕ МУРАВЬЯМИ КАК СЛАДКИЕ [1])

Различные вещества	*Lasius niger*	*Myrmica rubra*	*Myrmica rubida*	*Formica sanguinea*
Высшие спирты				
Эритрит	0	0	0	0
Маннит	0	1	0	Сладкий
Сорбит	1/4	1/16	0	»
Дульцит	0	0	0	0
α-Метилглюкозид	1/8	1/50	1/8	Сладкий
Пентозы				
Арабиноза	0	0	0	0
Ксилоза	—	—	0	—
Метилпентозы				
Рамноза	0	1	0	0
Гексозы				
Глюкоза	1/8	1/50	1/32	Сладкий
Фруктоза	1/64	1/50	1/32	»
Галактоза	0	1/2	0	0
Манноза	0	1/4	0	Сладкий
Дисахариды				
Сахароза	1/200	1/150	1/400—1/800	Сладкий
Мальтоза	1/100	1/100	1/100	»
Лактоза	0	0	0	0
Целлобиоза	0	—	0	—
Мелибиоза	—	0	0	—
Трисахариды				
Мелецитоза	1/100	1/200	1/64	Сладкий
Рафиноза	1/400	1/400	1/100	»

[1]) Цифры указывают, до какой степени следует разбавить молярный раствор данного вещества, чтобы к нему собиралось такое же число муравьев, как и к дестиллированной воде (по Шмидту, 1938).

У осы *Polistes* обнаружена чувствительность к следующим веществам (в убывающем порядке): сахароза, левулеза, *d*-маннит, *d*-ксилоза, *d*-галактоза, рафиноза (Эббогт, 1941).

Личинки *Dolichovespula* потребляют все растворы с pH 1,0—9,2, тогда как взрослые особи потребляют только растворы с pH 6,6—8,6. Следовательно, у личинок, повидимому, отсутствует ощущение кислого, в котором, кстати, они и не нуждаются, так как всегда снабжаются особой пищей (Гаул, 1941).

Осы также обладают рецепторами, расположенными на антеннах (Шмидт, 1938).

ВКУС У ДВУКРЫЛЫХ

В отношении вкусовых восприятий некоторые различия с пчелой можно отметить у *Calliphora* и *Lucilia*, на которых эти восприятия в основном изучались (табл. 53). У *Calliphora* порог реакции хоботка и лапок на сахара и высшие спирты в течение 10-дневного голодания уменьшается в 700 раз. Обычно рецепторы хоботка к сахарам чувствительнее рецепторов лапок, но после голодания последние, напротив, оказались чувствительнее первых

Таблица 53

ПОРОГОВАЯ КОНЦЕНТРАЦИЯ САХАРОЗЫ ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ ЖИВОТНЫХ (по Фришу, 1935)

	Пороговая концентрация	Примечание
Рецепторы рта		
Человек	1/80 *M* (0,4%)	
Тритон	1/16 *M* (2,1%)	
Phoxinus laevis	1,40000 *M* (0,0009%)	После дрессировки
Pieris rapae (бабочка)	1/64 *M* (0,5%)	
Calliphora vomitoria	1/100 *M* (0,34%)	
Calliphora erythrocephala	1/200 *M* (0,17%)	
Myrmica rubra	1/150 *M* (0,23%)	
Myrmica rubida	1/100 *M* (0,34%)	
Lasius niger	1/200 *M* (0,17%)	
Apis mellifica	1/8—1/16 *M* (4—2,1%)	
Рецепторы антенн		
Apis mellifica	1/14—1/114 *M* (2,5—0,3%)	
	1/10000 *M* (0,0034%)	После дрессировки
Рецепторы лапок		
Pyrameis atalanta	1/12080 *M* (0,003%)	Особо чувствительная особь
	1/800 *M* (0,04%)	
Danais menippe	1/100000 *M* (0,00034%)	Крайне чувствительная особь
	1/3200 *M* (0,01%)	У 60% особей
Calliphora vomitoria	1/3200—1/12300 *M* (0,01—0,003%)	
Calliphora erythrocephala	1/1600—1/6400 *M* (0,02—0,005%)	Крайне чувствительная особь
	1/1600—1/3200 *M* (0,02—0,01%)	Большинство особей
Lucilia	1/800—1/3200 *M* (0,04—0,01%)	
Cynomyia	1/6400—1/25600 *M* (0,005—0,0013%)	

к сахарозе, мальтозе и фруктозе. В этом отношении наблюдается различие между *C. vomitoria* и *C. erythrocephala*: у первой при начале голодания чувствительность рецепторов лапок к сахарозе, глюкозе, левулезе и мальтозе понижается значительно быстрее, чем чувствительность рецепторов хоботка (Миннич, 1930).

Calliphora erythrocephala при помощи органов вкуса хоботка воспринимает как наиболее сладкие сахарозу и мальтозу, однако на 10-й день голодания мальтоза привлекает насекомое значительно сильнее, чем сахароза. При раздражении органов вкуса лапок *Calliphora* всегда избирает сахарозу. Этих мух, так же как и пчел, сахароза и мальтоза привлекают значительно сильнее, чем другие сахара. Органы вкуса лапок не чувствительны к эритриту, рамнозе и лактозе, а органы вкуса хоботка начинают на них реагировать только после нескольких дней голодания; однако эти вещества для мухи не имеют никакой пищевой ценности.

Погружение в сахарный раствор передней ноги *Calliphora* всегда вызывает вытягивание ее лапки и концевой части голени. *Calliphora* неизменно реагирует на 1—16 н. раствор сахарозы. Так как осмотическое давление

и вязкость этих растворов различны, то, следовательно, рецепторы лапок чувствительны только к химическим, а не к осязательным раздражениям или к изменениям осмотического давления. После нескольких дней содержания насекомого на водном режиме оно начинает реагировать на 1/12 800 н. или даже 1/32 000 н. раствор сахарозы. Следовательно, рецепторы лапок насекомого в 100—200 раз чувствительнее рецепторов языка человека. Пороговые концентрации растворов для рецепторов всех трех пар ног одинаковы. Концентрация раствора сахара, необходимая для поддержания жизни *Calliphora*, колеблется между 1/1 000 и 1/100 н., тогда как рецепторы лапки чувствительны к значительно более низким концентрациям (Минции, 1930). Однако для различения сахаров, быть может, необходима очень высокая чувствительность (табл. 54).

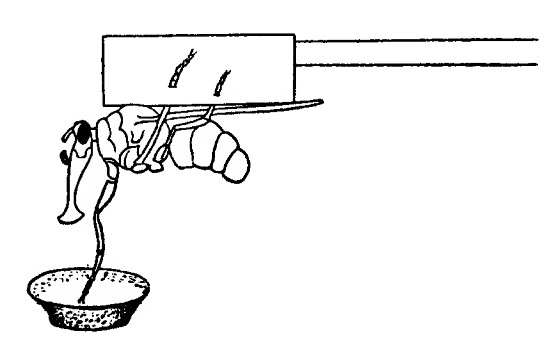


Рис. 57. Способ закрепления мухи при исследовании чувствительности рецепторов лапки. (Из Гаслингера, 1935.)

У *Lucilia* чувствительность к сахарам убывает в следующем порядке: сахароза, фруктоза, глюкоза, рафиноза, *d*-галактоза, *d*-ксилоза и *d*-маннит. Между сладостью вещества и его пищевой ценностью нет никакой зависимости. Например, привлекающие пчел целлобиоза, фруктоза и рамноза не играют никакой роли в питании *Lucilia*, а крайне ядовитая для пчел манноза для этой мухи является ценным пищевым продуктом.

Что касается ощущения соленого, кислого и горького, то оно чрезвычайно различно у разных особей. Рецепторы лапок, повидимому, чувствительнее рецепторов хоботка к кислому и горькому, но совершенно не чувствительны к NaCl (Гаслингер, 1935).

Действие различных кислот было исследовано путем раздражения рецепторов лапок *Phormia regina* (рис. 57); по уменьшению пороговой реакции отказа можно расположить кислоты в следующем порядке: муравьиная, уксусная, пропионовая, *н*-масляная, *н*- и изовалериановая кислоты и двухосновные кислоты—щавелевая, малоновая и янтарная. Отталкивающее действие уксусной кислоты сильно возрастает при присоединении к ней атома хлора и еще больше при присоединении трех атомов хлора. Это, несомненно, объясняется большой степенью диссоциации хлоруксусной кислоты, которая маскирует ослабление действия последней, происходящее при присоединении хлора. В пропионовой, молочной, глицериновой и в янтарной, яблочной и винной кислотах при замещении водородного атома гидроксильной группой pH раствора, вызывающего пороговую реакцию отказа, понижается. Следовательно, анион обладает меньшим возбуждающим действием, и для получения пороговой реакции приходится повышать концентрацию в нем водородных ионов. Пировиноградная кислота оказывает более слабое действие, чем пропионовая и молочная кислоты, которые содержат то же число атомов углерода. Введение кетонной группы, несомненно, значительно больше ослабляет действие веществ на органы вкуса, чем присоединение гидроксильной группы.

Растворы фумаровой и *d*-виннокаменной кислот, вызывающих пороговую реакцию отказа, обладают примерно одинаковым pH. Следовательно, наличие двойной связи почти равноценно присоединению двух гидроксильных групп. *Lucilia* отвергает растворы яблочной кислоты, если их pH

ПОРОГОВЫЕ КОНЦЕНТРАЦИИ
(по

	Высшие спирты					α-Метилглюкозид	Пентозы		Метилпентозы	
	эритрит	маннит	сорбит	дульцит	*изо*-инозит		*l*-арабиноза	ксилоза	раминоза	фукоза
Рецепторы рта										
Apis mellifica . . .	0	0	0	0	1	1/2	0	0	0	1
Myrmica rubra . .	0	1	1/16	0	—	1/32	0	—	1	—
Myrmica rubida . .	0	0	0	0	—	1/8—1/16	0	0	0	—
Lasius niger	0	0	1/4	0	—	1/8—1/16	0	—	0	—
Formica sanguinea	0	Сладкий	Сладкий	0	—	Сладкий	0	—	0	—
Calliphora vomitoria . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. erythrocephala	—	1/5	—	1/10	1/10	1/25	1/5	1/4	1	1/60
Рецепторы лапок										
Calliphora vomitoria	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. erythrocephala	—	1/2	—	1/5	1/10	1/4	1/2	1/2	0	1/10
Pyrameis atalanta	0	0	—	0	0	1/8	1/2	0	—	1/20

[1]) Пороговые концентрации даны в молярных концентрациях.

равен 1,94, а фумаровой кислоты—при pH 2,19; так как первая из них находится в более диссоциированном состоянии, то и концентрация ее несколько слабее.

Все эти данные подтверждают теорию ионного проникновения кислот в чувствительные клетки. Так, если различные кислоты расположить в порядке уменьшения pH в растворах, вызывающих пороговую реакцию отказа, то они окажутся размещенными в порядке возрастания их молекулярного веса. Эта закономерность не наблюдается при размещении кислот в порядке уменьшения их концентрации. Анионы, несомненно, также способны оказывать возбуждающее действие на рецепторы, но механизм этого действия мало понятен.

В заключение следует отметить, что чем выше гидрофильность кислот, тем слабее они действуют на органы вкуса. Так как гидрофильность обычно соответствует степени диссоциации, то ослабление действия аниона компенсируется увеличением образования водородных ионов и реальное действие вещества определяется соотношением этих двух факторов (Детьер, 1947).

Что касается спиртов, вкусовые качества которых трудно отнести к одной из четырех обычных рубрик, то их пороговая концентрация образует ряд Траубе $1 : 3^{-1} : 3^{-2} : \ldots 3^{-n}$, в котором показатель степени соответствует числу углеродных атомов в цепи. Их отталкивающее действие, повидимому, прямо пропорционально высоте точки кипения и поверхностному натяжению и обратно пропорционально давлению пара. Четкой связи между

Таблица 54

РАЗЛИЧНЫХ ВЕЩЕСТВ [1])
Фришу)

Гексозы				Дисахариды						Трисахариды		Автор
глюкоза	фруктоза	галактоза	манноза	сахароза	мальтоза	трегалоза	лактоза	мелибиоза	целлобиоза	мелецитоза	рафиноза	
1/4	1/4	2	0	1/8—1/16	1/8	1/4	0	0	0	1/4—1	0	Фриш
1/32	1/32	1/2	1/4	1/150	1/100	—	0	0	—	1/200	1/400	»
1/32	1/32	0	0	1/100	1/100	—	0	0	0	1/64	1/100	»
1/8	1/64	0	0	1/200	1/100	—	0	0	0	1/100	1/400	»
Сладкая	Сладкая	0	Сладкая	Сладкая	Сладкая	—	0	—	—	Сладкая	Сладкая	
1/16	—	—	—	1/100	1/100	—	1	—	—	—	—	Миннич
1/20	1/200	1/10	1/5	1/200	1/200	1/20	1/2	—	1/10	1/100	1/50	Гаслингер
1/50	1/200	—	—	1/6400	1/6400	—	0	—	—	—	—	Миннич
1/4	1/100	1/4	1/2	1/200	1/10	1/2	0	—	—	1/10	1/10	Гаслингер
1/8	1/10	0	0	1/800	1/4	1	0	—	0	1/4	1/8	»

действием спиртов и их осмотическим давлением или скоростью диффузии не обнаружено, и их стимулирующее влияние, очевидно, определяется только легкостью проникновения в чувствительные клетки (Детьер, 1947).

Интересно отметить, что у двукрылых (*Tabanus*)—единственных насекомых, у которых удалось точно установить, какие именно сенсиллы чувствительны к вкусовым раздражениям,—рецепторами являются тонкие и короткие щетинки, находящиеся на нижней губе и лапках. Расположенные вперемежку с ними более длинные щетинки совершенно нечувствительны к подобным раздражениям (Фрингс и О'Нил, 1946).

ВКУС У ЖЕСТКОКРЫЛЫХ

В этом отношении детально изучены *Dytiscus* и *Hydrophilus*. Они ощущают как сладкие 18 различных сахаров, одни из которых привлекают их сильнее (сахароза, мальтоза, фруктоза, мелецитоза, α-метилглюкозид, глюкоза и галактоза), другие—слабее (рафиноза, манноза, маннит, сорбит, дульцит) и, наконец, третьи—совсем слабо (лактоза, арабиноза, ксилоза, целлобиоза, инозит, рамноза). Сахарозу эти насекомые не отличают от глюкозы, и пороговая концентрация этих обоих сахаров равна 0,01 н. Жуки плавунцы и водолюбы, так же как и человек, различают горьковатый привкус в маннозе. Они также ощущают *кислый*, *горький* и *соленый* вкус, но соляную кислоту не отличают от виннокаменной, а солянокислый хинин—от салицина или алоина. Пороговая концентрация для NaCl соответствует 1/1000 *M*,

для HCl—0,0005%, для солянокислого хинина— 1/8 000 000 *М* (Бауэр, 1938).

Эти данные были получены в результате следующих опытов. Плавунцу предлагали кусочки ваты, смоченные исследуемым веществом; для «поощрения» ему давали кусочек подслащенного мяса, а в виде «наказания»—кусочек мяса с хинином. После многомесячной дрессировки[1] насекомое привыкало к вкусу соли и охотно направлялось к вате, пропитанной NaCl, пренебрегая ватой, смоченной сладкой водой.

У плавунца большинство рецепторов, чувствительных к вкусовым раздражениям, находится на пальпах, а некоторое количество их—в ротовой полости, чем объясняется сохранение у насекомого вкусовых ощущений и после удаления пальп (Шаллер, 1926; Бауэр, 1938).

Подобные же результаты были получены и при исследовании жука водолюба, который способен различать сладкий, горький и соленый вкус при помощи концевого членика максиллярных пальп (щупики нижних челюстей), а кислый—концевого членика губных пальп (Риттер, 1936).

У жуков навозников (Варнке, 1931) и *Rhagium* (Кунце, 1933) рецепторы расположены также на пальпах. Следует отметить, что у жесткокрылых отсутствуют рецепторы на антеннах, которые у этих насекомых обычно не соприкасаются с субстратом.

ВКУС У ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Личинки *Lymantria*, напоенные до отказа чистой водой, все же с жадностью набрасываются на раствор сахарозы концентрацией 0,1—2,0 н. Раствор сахарозы концентрацией 0,1 н. они пьют только после чистой воды и отказываются от него после принятия 0,5 н. раствора сахарозы (Детьер, 1937). На левулезу они реагируют так же, как и на сахарозу, а на глюкозу и мальтозу совсем не реагируют. Гусеницы многих видов чешуекрылых (*Arctia*, *Acidalia*, *Agrotis*, *Lymantria*, *Macrothylacia*, *Cosmotricha*, *Deilephila*, *Pyrameis*, *Pieris*) не отказываются от растворов поваренной соли концентрацией до 1/8 н., соляной кислоты—до 1/320 н., солянокислого хинина—до 1/10 240 н., а отдельные особи поглощают даже 5 н. раствор поваренной соли (насыщенный), 1 н. раствор соляной кислоты и 0,1 н. раствор солянокислого хинина (насыщенный). Уксусная кислота по сравнению с соляной производит менее отталкивающее действие, чем можно было бы ожидать, исходя из степени ее диссоциации.

В отношении чувствительности к этим кислотам гусеницы *Acidalia* занимают промежуточное положение между пчелой и человеком. Обычно порог реакции отказа повышается при смешивании испытуемого раствора с сахарозой. Повидимому, гусеницы не различают четырех основных вкусов, а лишь «приятный» и «неприятный» (Егер, 1937). В жизни этих насекомых вкусовые ощущения должны играть крайне незначительную роль. Однако у гусениц *Liparis dispar*, *Danais plexippus*, *Papilio ajax*, *Diacrisia virginaca* *Estigmene acrea*, *Platysamia cecropia*, *Isia isabellae* обычно чувствительность к вкусовым раздражениям примерно в 8 раз слабее, чем у человека. У *Malacosoma disstria* и *Apamea velata* чувствительность к различным сахарам убывает в следующем порядке: сахароза, левулеза, глюкоза и лактоза; раствор мальтозы вызывает еще заметную реакцию (Детьер, 1937).

У бабочек, наоборот, обнаруживается очень тонкая чувствительность к сахарам, причем главным образом у рецепторов лапок. Бабочка *Pyrameis*, досыта накормленная раствором сахарозы, вытягивает хоботок при погружении лапки в 0,1—0,01 н. растворы сахара: чувствительность, близкая

[1] Эта процедура является выработкой павловского условного рефлекса.—*Прим. ред.*

к чувствительности рецепторов языка человека (0,02 н.). При продолжительном голодании пороговая концентрация сахарного раствора понижается до 1/12 800 н. (в 200 раз выше чувствительности рецепторов языка человека). Бабочка *Danais* также реагирует на 1/120 400 н. раствор (Андерсон, 1932). По пороговой концентрации сахара можно расположить в следующем порядке: сахароза = мальтоза > фруктоза > глюкоза > лактоза. Иначе говоря, у бабочек реакция на различные сахара примерно такая же, как у пчелы и человека. Они лишь сильнее ощущают различие между сахарозой и глюкозой и при голодании их чувствительность к сахарозе возрастает особенно резко (Миннич, 1930). Рецепторы лапок *Danais* чувствительны также к хинину; добавление к сахарному раствору хинина в разведении 1/32 000 тормозит реакцию развертывания хоботка. Наоборот, 4-процентный раствор поваренной соли эта бабочка не отличает от чистой воды.

ВКУС У ПРЯМОКРЫЛЫХ

На таракане *Periplaneta americana* очень легко исследовать действие различных кислых, горьких или соленых электролитов, если их смешать с 0,1 *M* раствором сахара. Таракан сначала пробует каплю предлагаемой жидкости пальпами, а затем в зависимости от концентрации раствора либо выпивает, либо отвергает его.

Таким способом удалось установить, что у таракана рецепторы, чувствительные к вкусовым раздражениям, находятся на пальпах, лапках, церках и, быть может, на антеннах. На чистую воду даже при наличии жажды эти насекомые реагируют совершенно различно; количество поглощаемого сахарного раствора сильно возрастает, начиная с концентрации его в 0,026 *M*. Тараканы охотно поглощают растворы различных электролитов и в особенности кислот, если их концентрация ниже пороговой концентрации, вызывающей реакцию отказа. Вода, содержащая эти вещества, выпивается в большем количестве, чем подслащенная. Следует отметить, что очень сильно разведенные кислоты человеку кажутся сладкими. Так как пороговая концентрация, вызывающая реакцию отказа для кислот и оснований, значительно ниже, чем для нейтральных солей, то можно заключить, что действие электролитов обусловливается наличием водородных ионов или гидроксильных групп. По пороговой концентрации вещества можно расположить в следующем порядке: катионы $Li^+ < Na^+ < Mg^{++} < Ca^{++} = Sr^{++} < K^+ \leqslant Cs^+ = Rb^+ < NH_4^+ < < < OH$; анионы $PO_4 = < CH_3COO^- < SO_4 = Cl^- \leqslant Br^- < J^- < NO_3 < < < H$. Степень подвижности ионов у этих веществ располагается в том же порядке. Сатурния *Platysamia cecropia* (Фрингс, 1946) и пчелы (Кунце, 1933; Фриш, 1934) совершенно так же реагируют на перечисленные вещества, с той реазницей, что $LiBr = NaCl$.

На основании этих данных можно заключить, что тараканы в действительности различают не «вкус» электролитов, а степень подвижности их ионов, а на основании результатов (правда, довольно разноречивых) опытов, проведенных на человеке, подобную же закономерность можно вывести и для катионов. Следовательно, можно считать, что гамма вкусовых ощущений представляет собой сплошной «спектр», отдельные участки которого соответствуют ощущению разного вкуса. Что касается анионов, то интенсивность их действия на рецепторы ни в коей мере не совпадает со степенью подвижности их ионов (Фрингс, 1946).

Низшие насекомые, как, например, *Collembola*, отказываются от пищи, пропитанной горькой, щелочной, кислой или соленой жидкостью (Штребель, 1932).

О вкусовых восприятиях у полужесткокрылых нет точных данных. В глотке этих насекомых находятся кутикулярные пластинки, пронизанные

отверстиями и покрытые бутылкообразными клетками; их обычно считают органами вкуса, хотя эксперимеально это и не доказано (Бюньон и Попов, 1911). Хищнец *Rhodnius* отвергает теплую сыворотку крови, не содержащую хотя бы следов гемоглобина (Уигглсуорз), тогда как *Triatoma* ее охотно поглощает (Николь, 1941).

ОБОНЯНИЕ

Теоретически крайне трудно разграничить понятия обоняния и вкуса. Практически *вкусовыми* называют ощущения, вызываемые раздражением соответствующих рецепторов при непосредственном соприкосновении их с твердыми или жидкими телами, а *обонятельными*—ощущения, возникающие при раздражении рецепторов газообразными веществами (концентрация последних часто бывает чрезвычайно мала). Однако, кроме вкусовых и обонятельных ощущений, очевидно, существует какое-то диффузное ощущение «химизма», так как, например, при удалении органов обоняния сохраняется некоторая реакция на обонятельные раздражения (Детьер и Чэдуик, 1947).

ОРГАНЫ ОБОНЯНИЯ

Как мы уже упоминали, у пчел и многих других перепончатокрылых, у двукрылых, жесткокрылых (Маршаль, 1910; Форель, 1910), прямокрылых (*Periplaneta*—Глезер, 1927), термитов (Хартуэлл, 1924) и вшей (*Haematopinus*—Вебер, 1929) основным органом обоняния являются *антенны*. При удалении этих придатков насекомое (если оно не обладает органами обоняния, расположенными на пальпах) часто перестает реагировать на пахучие вещества.

Однако органы обоняния пальп могут полностью заменять органы обоняния антенн (*Pieris*—Миннич, 1922; *Geotrupes*—Варнке, 1931; *Dytiscus*—Шаллер, 1926; *Hydrophilus*—Риттер, 1936) или же частично (*Periplaneta* и *Gryllus*—Глезер, 1927; Зилер, 1924). Наконец, у *Cynomyia cadaverina* (Фрингс, 1941) в восприятии обонятельных раздражений большое значение имеет верхняя губа.

Рецепторами, чувствительными к обонятельным раздражениям, очевидно, служат щетинки (мало отличающиеся от сенсилл прочих видов), иногда погруженные в углубления кутикулы, и, быть может, базиконические сенсиллы, расположенные на концевых члениках сяжков гусениц (Детьер, 1941), а также *Necrophorus* и *Silpha* (Детьер, 1947), или пронизанные отверстиями пластинки на антеннах перепончатокрылых, роль которых в восприятии обонятельных раздражений доказывается лишь косвенным путем, например чрезвычайным обилием их у насекомых с развитым обонянием. Путем отрезывания отдельных участков антенн установлено, что у *Dytiscus* обоняние связано с наличием «кубкообразных органов», крайне сходных с пронизанными отверстиями пластинками перепончатокрылых (Шаллер, 1926). У пчел подобные пластинки расположены на 8 концевых члениках антенн, и при наличии хотя бы одного из них насекомое еще сохраняет способность различать запахи (Фриш; Фрингс, 1944). Однако некоторые авторы отрицают обонятельную функцию этих пластинок (Мелин, 1941).

Обоняние у пчел. Обоняние у пчел изучают путем дрессировки, приучая насекомое связывать определенный запах с наличием меда[1] (Фриш, 1920). Пчелы способны различать запах 43 видов эфирных масел; тонкость их обоняния примерно такая же, как и у человека. Интенсивность порогового

[1] То есть вырабатывая у них условный рефлекс.—*Прим. ред.*

раздражения одинакова, но пчелы лучше улавливают определенный запах в смеси различных пахучих веществ. Они различают запах 32 веществ, не имеющих для них никакого биологического значения, и не воспринимают запаха цветков таких растений, как *Ribes rubrum* (красная смородина), *Vaccinium myrtillus* (черника) и т. п.

Подобно человеку, пчела путает запах нитробензола и бензальдегида, метилового эфира антраниловой кислоты и метилового эфира β-нафтола, несмотря на то, что химическая структура этих веществ совершенно различна, и вместе с тем различает (опять-таки подобно человеку) запахи таких стереоизомеров, как амилацетат и метилгептенон; бромостироль и фенилуксусный альдегид; изобутилбензоат и амиловый эфир салициловой кислоты; пара- и метаметилкрезол. Следовательно, физиология органов обоняния человека и пчелы крайне сходна, несмотря на существенные морфологические различия.

Обоняние у прочих насекомых. Обоняние сильно развито также и у насекомых других видов (Детьер, 1937—1941; Войтусяк, 1932), особенно у муравьев, которые распознают своих собратьев по свойственному им специфическому запаху. При удалении антенн (органы обоняния) они тотчас же набрасываются друг на друга (Форель, 1910). Самка наездника *Trichogramma*, очевидно, также по запаху и, быть может, с помощью еще какого-то неизвестного чувства, распознает яйца, уже зараженные другой самкой того же вида, и не откладывает в них своих яиц (Салт, 1937; Ллойд, 1940).

ПОВЕДЕНИЕ

Этот раздел посвящен разбору экспериментально исследованных случаев, в которых насекомое на раздражение нескольких органов чувств отвечает сложным поведением.

МЕХАНИЗМ ВОСПРИЯТИЯ У ПЧЕЛ

Различение фигур в пространстве. Из данных, приведенных в предыдущем разделе, видно, до какой степени изучено зрение пчел. Однако почти с самого же начала исследований было отмечено, что пчел, повидимому, «интересуют» только некоторые фигуры. Этому вопросу посвящен ряд работ (Гертц, 1927—1937). Сначала предполагалось, что пчел привлекают главным образом фигуры, более или менее отдаленно сходные с цветками. Однако это предположение оказалось ошибочным. Для пчел, повидимому, имеет значение «степень расчлененности» фигуры. Расположенные в шахматном порядке белые и черные квадраты привлекают пчел значительно сильнее, чем черные круги или диски (рис. 58); правда, в этих опытах использовались изображения цветков (Гертц, 1930) черного цвета на белом фоне, что не соответствует естественным условиям.

Фактор «сближения контуров» также имеет значение, и мелкие фигуры предпочитаются более крупным. Так как более или менее близкая аналогия с естественными условиями не играет никакой роли, то поведение насекомых, повидимому, определяется не памятью, а скорее врожденной способностью реагировать на «организацию» фигур. Например, цветки винограда, не имеющие ни яркой окраски, ни сильного запаха, привлекают сосущих их нектар пчел, несомненно, тем, что они расположены кистями, которые на темном фоне имеют вид сильно расчлененного рисунка.

Различные фигуры распознаются пчелами не по окраске или очертаниями отдельных частей, не по общей ориентации или расчлененности контуров, а по их расположению внутри определенного ансамбля.

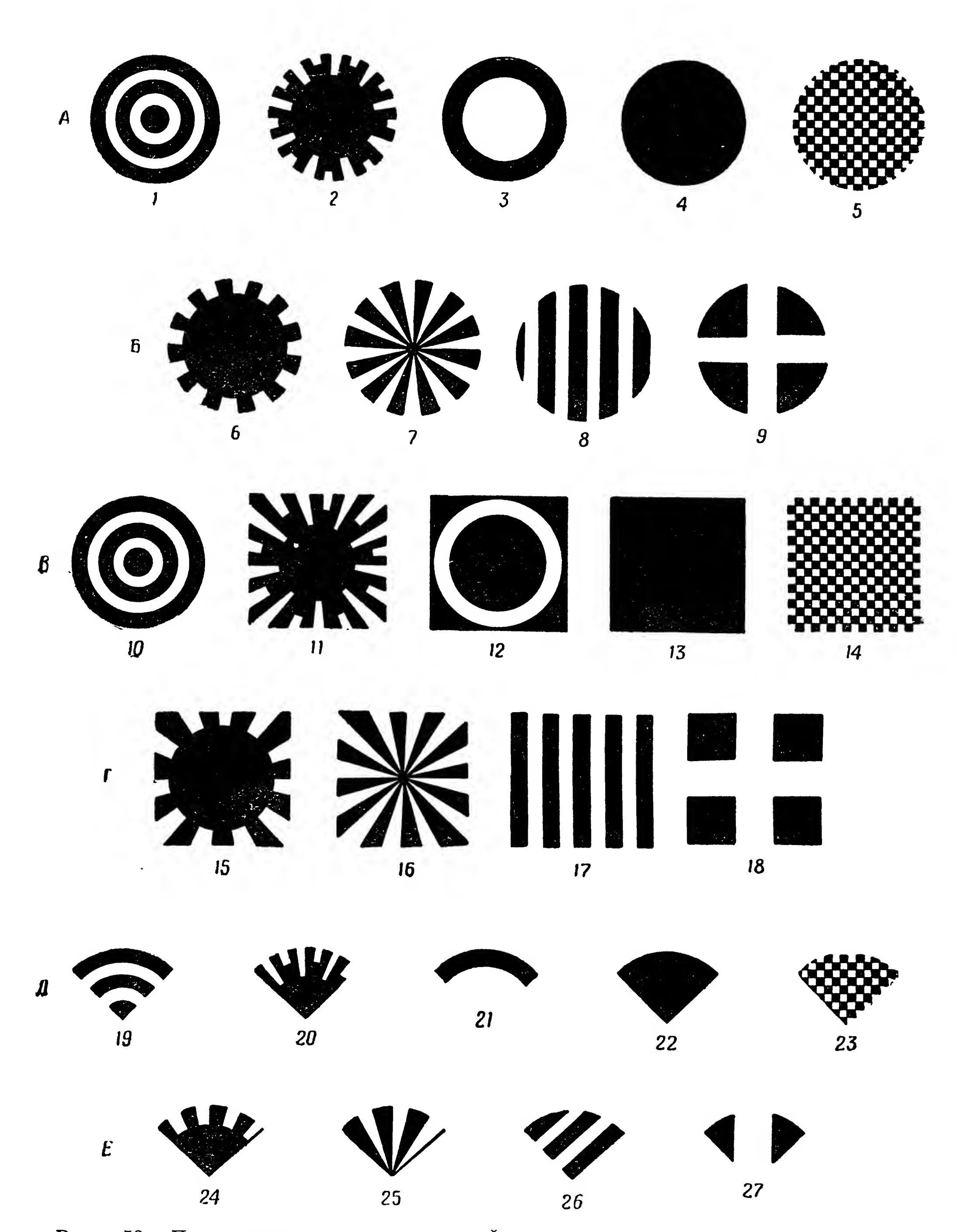


Рис. 58. «Привлекательность» различных фигур для пчел в порядке ее возрастания. *А* и *Б*—*3*, *4*, *8*, 9, *1*, *6*, *2*, *7*, *5*; *В* и *Г*—*13*, *17*, *15*, *11*, *12*, *10*, *18*, *16*, *14*; *Д* и *Е*—*21*, *27*, *20*, *26*, *25*, *24*, *23*. (Из Церрана, 1934.)

Если перед пчелой находится черное кольцо с черной точкой в центре (рис. 59), то она направляется к центральной точке даже при сильном уменьшении размеров последней (если только величина ее не окажется за

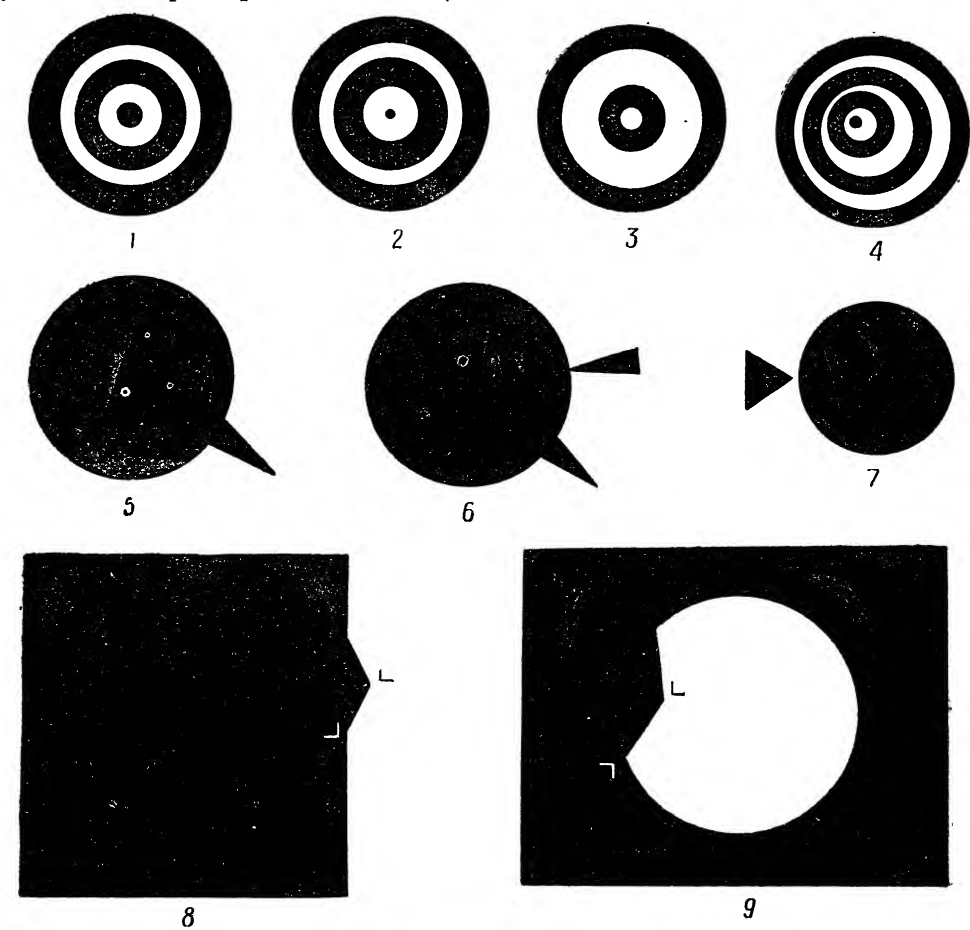


Рис. 59. «Привлекательность» различных фигур для пчел.

1 и *2*—пчелы предпочитают центральный черный кружок; если в центре расположен белый кружок (*3*), то пчелы предпочитают окружающее его черное кольцо (фактор «черной внутренней фигуры» превалирует над фактором «белого центра»); *4*—эксцентричное расположение кругов не имеет значения; всегда предпочитается центральный кружок, несмотря на то, что он не находится в геометрическом центре рисунка; *5*—пчелы собираются у места прикрепления треугольника, где наиболее резко нарушена правильность контура; *6*—треугольник, прикрепленный к диску вершиной не привлекает пчел, как деталь, мало связанная с общим ансамблем рисунка; *7*—обе фигуры привлекают пчел в равной степени; *8* и *9*—пчелы не различают углов, выступающих или обращенных внутрь рисунка; они собираются в участках, обозначенных значком ∟. (По Гертцу, 1931.)

пределами разрешающей способности глаза). Если в центре вместо черной точки поместить белую, то пчелы избирают окружающее ее черное кольцо. Фактор «внутренней черной фигуры» берет верх над фактором «белого центра». При увеличении размеров центрального кружка реакция становится менее четкой, однако пчелы всегда избирают его, если он окружен несколькими концентрическими черными кругами. Центральный кружок избирается и в том случае, когда он или окружающие его черные кольца располагаются эксцентрично; следовательно, выбор центрального кружка не определяется его расстоянием от ближайших контуров рисунка или положением его по отношению к геометрическому центру рисунка.

Если перед рабочими пчелами поместить черный диск, который соприкасается с основанием маленького треугольника (см. рис. 59), то они

избирают треугольник, так как в этом участке рисунка преобладает фактор «неправильности контура». Если же треугольник соприкасается с диском не основанием, а вершиной, то он значительно меньше привлекает пчел, так как он им представляется (вследствие слабости зрения) менее связанным с диском; они не реагируют на детали, не связанные с ансамблем рисунка. Однако не следует спешить с утверждением, что наиболее важным признаком фигуры является ее «угловатость», так как пчелы совершенно одинаково реагируют на черный диск и на треугольник, занимающий примерно такую же площадь, при условии, что эти фигуры не слишком близко расположены друг к другу. «Угловатость» производит впечатление только

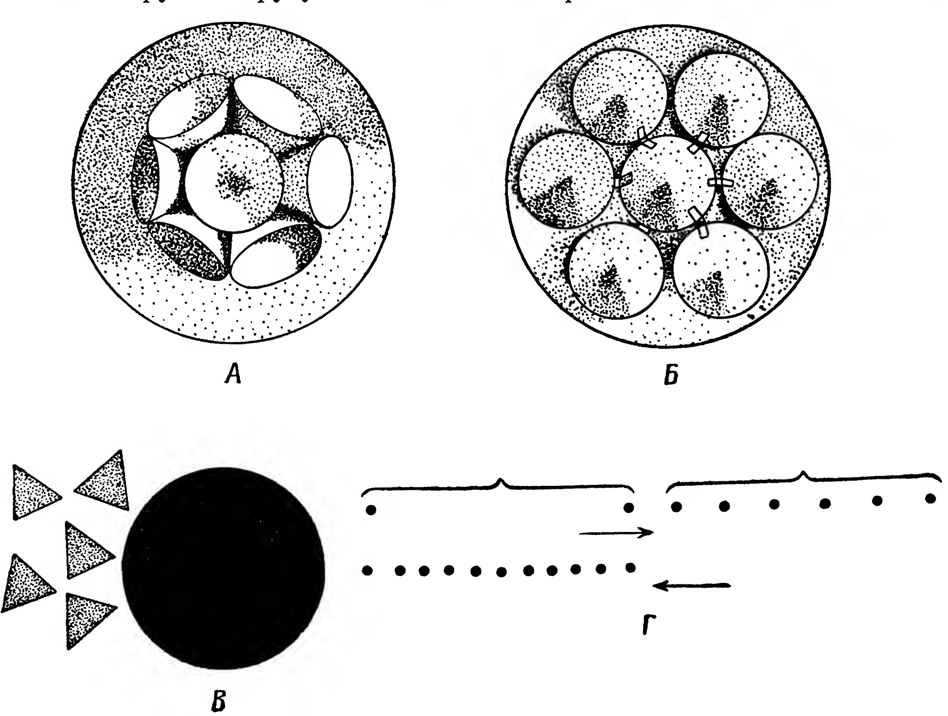


Рис. 60. Бумажные конусы, прикрепленные вниз вершинами (*А*) или основаниями (*Б*). Пчелы направляются к группе (*А*), так как в ней резче тени. *В*—пчелы сначала направляются к черному диску, потому что он контрастнее, а затем к более светлым треугольникам, так как они составляют более сложный рисунок. *Г*—пчелы предпочитают более тесно расположенные точки. (По Гертцу, 1931.)

в ансамбле рисунка, а не сама по себе. Выступающие углы насекомое не отличает от углов, обращенных внутрь фигуры (см. рис. 59).

Подобные же результаты дают опыты по распознаванию не площадей, а *объемов*. Пчела предпочитает бумажный цветок с сильно расчлененными лепестками, расположенными в нескольких плоскостях, такому же цветку, сплющенному между двумя стеклянными пластинками. При наличии конуса или пирамиды пчела не в состоянии четко различить вершину или границы граней; но если к вершине конуса прикрепить маленькую звезду с рельефными лучами, то пчелы избирают последнюю. Из изображенных на рис. 60 бумажных конусов пчелы предпочитают группу *А*, так как контуры этих фигур более четки и тени резче. Тот же результат получается при выборе между черными или серыми конусами, помещенными на черном фоне. При наличии маленьких вогнутых или выпуклых дисков пчелы направляются к их вершинам, причем их привлекают четкие грани и контраст-

ность теней, но отнюдь не выпуклость или вогнутость этих фигур, которых они, повидимому, не различают. Если два листа картона поднять над субстратом на различную высоту так, чтобы один из них отбрасывал более темную тень, то пчелы рабочие направятся именно к последней.

Это явление наблюдается и в природе, так как пчелы всегда предпочитают цветы с глубокой чашечкой и с резкими тенями более уплощенным цветам. Однако пчел не удается приучить к распознаванию определенной интенсивности тени или определенного оттенка серого цвета (см. выше); пчелы избирают наиболее светлую или наиболее темную из теней (главным образом последнюю), руководствуясь ощущением контраста. Они воспринимают структурность объекта.

Если поместить рядом черный диск и несколько серых треугольников (см. рис. 60), то пчелы сначала направляются к черному диску, как к более контрастному; но через некоторое время отдельные особи избирают треугольники, которые составляют расчлененный рисунок. Следовательно, «привлекательность» различных геометрических фигур может меняться при упражнении. Степень «привлекательности», возрастающая с усложнением очертаний рисунка, повидимому, не зависит непосредственно от его контрастности (рис. 61).

В заключение отметим, что пчеле, так же как и человеку, фигура кажется более светлой, если она расположена на темном фоне.

Пчелы различают не только очертания или объем, но и (довольно грубо) прямые или ломаные линии. В этом случае они также явно предпочитают наиболее сложные сочетания. Такие же результаты получаются и при выборе точек, расположенных линейно или составляющих очертания фигур.

Некоторые авторы считают (Баумгартнер, 1928), что если опознаваемые фигуры расположены около летка улья, то привлекательность фигур определяется их расположением по отношению к этому отверстию. Леток улья имеет значение в организации восприятия; наибольшее впечатление производят окружающие его предметы. Однако подобное толкование весьма спорно. Помещая мед в маленький ящик, в который пчела может проникнуть только через отверстие, окруженное различными фигурами, можно убедиться, что насекомое одинаково хорошо распознает отверстие независимо от того, на каком расстоянии от него находятся изображения фигур (Фридлендер, 1931).

В такой же мере неправильно было бы утверждать, что пчелы распознают только фигуры, расположенные под летком улья. Фридлендер располагал рядом два одинаковых ящика. В одном из них помещался мед, а по обеим сторонам его отверстия—две фигуры. В другом ящике меда не было и те же самые фигуры располагались несколько иначе. В результате было установлено, что пчелы узнают фигуры, изображенные справа и слева от отверстия даже в том случае, если ящики перемещают в вертикальной плоскости (например, ставят один на другой), и перестают их распознавать, если ящики отодвигают друг от друга в горизонтальной плоскости. Реакция пчел сохраняется и при повороте ансамбля из двух фигур на 45°. Однако при повороте их на 135° реакция нарушается и некоторые особи направляются к ранее отвергавшимся фигурам, причем чаще избираются фигуры, расположенные слева от отверстия. Вместо черных фигур на ящиках можно поместить рядом цветные таблички; в этом случае пчел сильнее привлекают таблички, расположенные под отверстием. Таблички, расположенные ближе к отверстию, избираются чаще; желтые предпочитаются голубым. Если две таблички находятся на разном расстоянии от отверстия, то пчелы рабочие в выборе руководствуются цветом таблички, а не близостью ее к отверстию.

Вопреки слишком безоговорочному утверждению Фридлендера, расположение летка, повидимому, все же имеет некоторое значение (Вихерт, 1938).

Однако этот автор считает, что при дрессировке пчелы руководствуются не положением отверстия, а осью симметрии между двумя табличками.

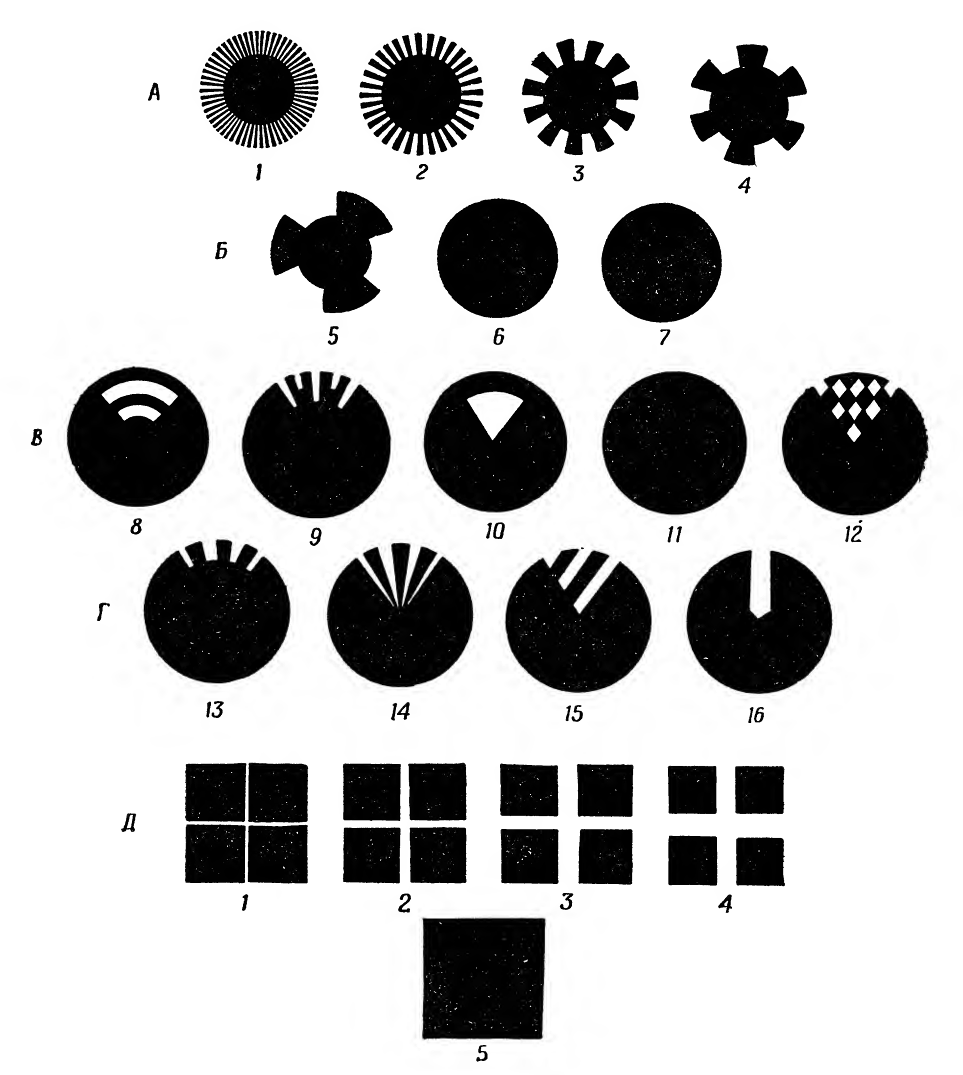


Рис. 61. «Привлекательность» различных фигур для пчел в порядке ее возрастания.

А и *Б*—*6* и *7* (как gegen figur), *1*, *2*, *4* и *3* (ширина зубцов: *1*—0,31 *см*, *2*—1,25 *см*, *3*—2,5 *см*, *4*—5 *см*). *В* и *Г*—*10*, *16*, *11*, *8*, *9*, *15*, *14*, *13*, *12*. *Д*—*1*, *2*, *3* и *4* (ширина белых линий: *1*—0,2 *см*, *2*—0,4 *см*, *3*—1 *см*, *4*—2 *см*); *5*—черный квадрат предлагается в качестве gegen figur. (По Церрану, 1934.)

Заметим, что отверстие ящика, в котором пчелы находят пищу, быть может, неравноценно летку улья, и поэтому следовало бы повторить эти опыты с последним. Что касается размера и цвета ящиков, то они, повидимому, слабо воспринимаются пчелами (Опфингер, 1931).

Различение фигур во времени. Когда пчела опускается на стеклянную пластинку с приготовленным для нее медом, под стекло можно легко просунуть листок бумаги, окрашенный в определенный цвет, или листок бумаги с изображением различных фигур. Этот листок можно поместить под стекло

либо в то время, когда пчела только что расположилась на пластинке (фаза I), либо уже начала сосать мед (фаза II), либо приготовилась к взлету (фаза III) (Опфингер, 1931).

Дрессировка возможна лишь во время фазы I; впоследствии пчела будет направляться только к пластинкам, под которыми находятся листки бумаги (окрашенные или с изображением фигур), помещенные во время этой фазы, тогда как все раздражители, использованные во время фазы II, остаются как бы незамеченными. Таким же образом обнаружено, что во время фазы III (фаза взлета) насекомое отличает местоположение интересующего ее объекта в общем поле зрения. Если чашечка с медом помещена на столик, крышка которого состоит из черных и белых квадратов, и после фазы III ее поворачивают под некоторым углом, то возвратившаяся пчела опускается на прежнее место нахождения чашечки с медом. При ориентировке насекомое отличает и более отдаленные предметы; если во время фазы II чашечку с медом перенести на другой, совершенно такой же столик, но находящийся на расстоянии примерно 10 *м* от первого, то пчела возвратится к первому столику. Этот опыт следует производить не сразу же в начале дрессировки, а примерно на третье или четвертое посещение; окончательная ориентировка устанавливается в течение двух первых визитов пчелы.

Проявление тропизмов у пчелиного роя. Пчелиному рою свойственно проявление совершенно особых тропизмов. Рой обладает отрицательным геотропизмом; при помещении роя в клетку со ступенчатыми стенками он всегда закрепляется на самом верху клетки, несмотря на то, что высота ступенек не превышает 2 *см*, причем все пчелы ведут себя одинаково. Для проявления отрицательного геотропизма нет необходимости в присутствии матки. Однако если матка находится в маленькой клетке, помещенной в большую клетку, где содержится весь рой, то пчелы собираются в наиболее близком к ней участке клетки. Однако это стремление не настолько сильно, чтобы полностью подавить проявление отрицательного геотропизма. При помещении двух маток на полу клетки, в которой находится пчелиный рой, последний, как и обычно, подвешивается вверху клетки, но от его нижнего края, наподобие двух лопастей, протягиваются две группы пчел, словно магнетически притягиваемые к маткам (рис. 62). Подобное «притяжение» не проявляется, если расстояние между пчелами и маткой превышает 48 *см*. В выборе места прикрепления роя большое значение имеет наличие кусочка воска, который, однако, пчелы не отличают от парафина (следовательно, выбор определяется не химическими качествами вещества). Горизонтальные плоскости предпочитаются наклонным, за исключением тех случаев, когда угол наклона меньше 10° и плоскость практически не отличима от горизонтальной.

Зная основные тропизмы, свойственные пчелиному рою, можно заставить их проявляться одновременно, чтобы определить, какие из них преобладают. Если в трехступенчатой клетке, в которой, как мы уже отмечали, рой прикрепляется к самой верхней ступеньке, клетку с маткой поместить под самой нижней ступенькой, то рой прикрепится возле нее; если же клетку с маткой подвесить под верхней ступенькой, рой закрепится на следующей под ней ступенькой. Если в двухступенчатой клетке нижнюю ступеньку смазать воском, то пчелы предпочтут последнюю; следовательно, «привлекательность» воска берет верх над проявлением отрицательного геотропизма. Если в двухступенчатой клетке верхняя ступенька сделана из полированного, а нижняя—из шероховатого дерева, то пчелы избирают в некоторых случаях одну, а в некоторых случаях другую; следовательно, «привлекательность» шероховатого дерева не подавляет проявления геотропизма. Если верхняя ступенька наклонна, рой избирает нижнюю горизонтальную.

В квадратной клетке, потолок которой сделан из стекла и воска, а матка помещена на полу под стеклянной частью потолка, пчелиный рой подвешивается к воску; если же потолок сделан из шероховатого дерева и воска (матка под

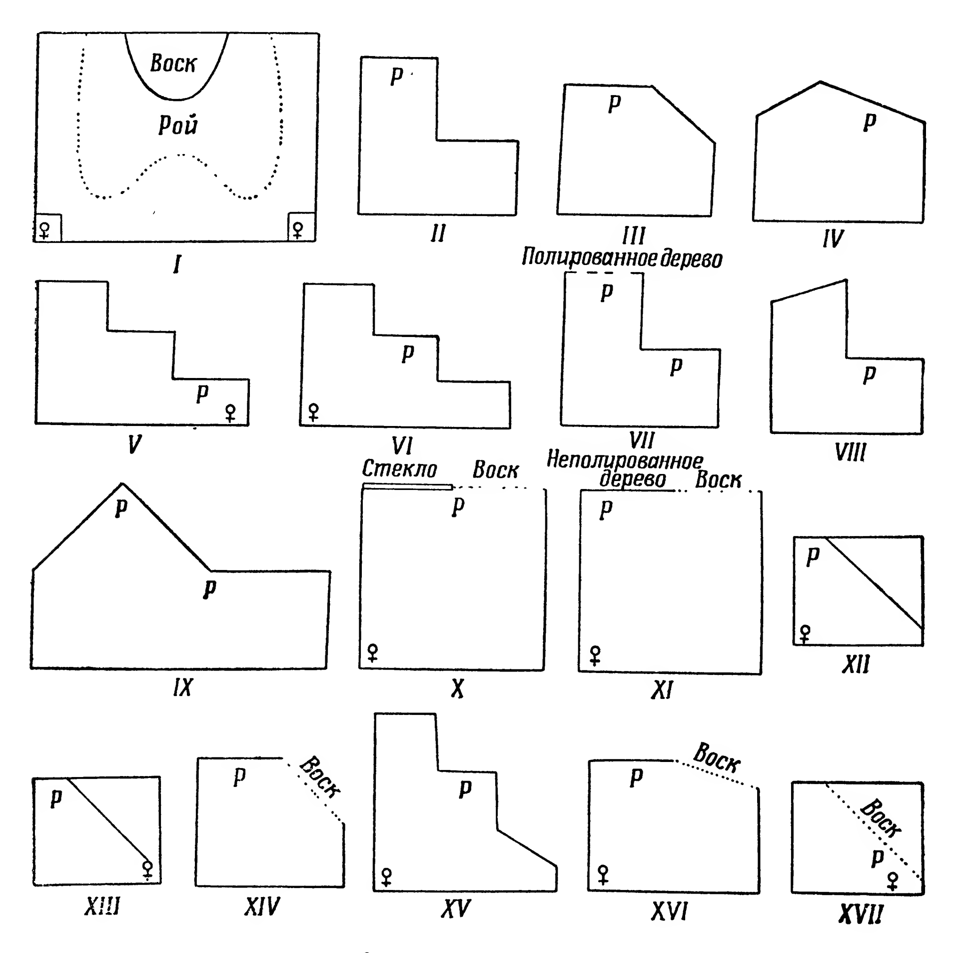


Рис. 62. Поведение пчелиного роя.

I—«притяжение» пчелиного роя к маткам (♀); *II*—рой прикрепляется в самом верхнем участке клетки (*p*); *III*—горизонтальная плоскость предпочитается наклонной; *IV*—из двух наклонных плоскостей избирается менее наклонная; *V* и *VI*—рой прикрепляется как можно ближе к матке (♀); *VII*—рой оказывает некоторое предпочтение неполированному дереву; *VIII*—рой предпочитает горизонтальную поверхность, вопреки свойственному ему отрицательному геотропизму; *IX*—стремление закрепиться в наиболее высокой точке уравновешивается проявлением отрицательного геотропизма (рой закрепляется в промежуточной точке); *X*—рой закрепляется на воске даже в том случае, если он находится на большем расстоянии от матки; *XI*—неполированное дерево и воск одинаково привлекательны (предпочтение оказывается поверхности, ближе расположенной к матке); *XII* и *XIII*—стремление закрепиться на горизонтальной поверхности оказывается сильнее стремления закрепиться в ближайшем соседстве с маткой; *XIV*—стремление закрепиться на горизонтальной поверхности оказывается сильнее стремления закрепиться на воске; *XV*—то же, что и *VI*; *XVI*—пунктиром отмечена поверхность, покрытая воском, с наклоном 15° (пчёлы не отличают ее от горизонтальной поверхности); *XVII*—пунктиром отмечена поверхность, покрытая воском (ср. с *XIII*). (По Зендлеру, 1940.)

деревянной частью потолка), то рой закрепляется на деревянном участке, чтобы быть ближе к матке. Если потолок клетки представляет собой наклонную плоскость (см. рис. 62), то рой избирает самую верхнюю точку горизонтального участка, независимо от местоположения матки; однако если угол наклона плоскости невелик (15—30°), то рой может подвеситься на этой плоскости как можно ближе к матке (Зендлер, 1940).

Интересно отметить, хотя это и не имеет отношения к содержанию данного раздела, что при роении популяция пчел в улье разделяется на две группы, вес которых одинаков с точностью до нескольких десятков граммов (Зендлер, 1940).

КОМБИНАЦИЯ СТИМУЛОВ

ЗРИТЕЛЬНЫЕ И ОСЯЗАТЕЛЬНЫЕ СТИМУЛЫ. ЗРИТЕЛЬНЫЕ И КИНЕСТЕТИЧЕСКИЕ СТИМУЛЫ

Роль органов чувств в поисках пищи и места, подходящего для окукливания гусениц. Гусеницы ранних стадий развития и гусеницы, приближающиеся к фазе окукливания, обладают совершенно различными тропизмами. Например, у первых обоняние не играет никакой роли при поисках пищи. В темноте они находят съедобные растения только в том случае, если последние находятся неподалеку от них. В естественных условиях гусеницы обычно руководствуются зрительными восприятиями, но их зрение крайне несовершенно, и они часто ошибаются. На форму предметов гусеницы не реагируют; их привлекает каждая зеленая поверхность любого размера и формы, выделяющаяся на черном или белом фоне. Гусениц привлекает не только целое растение, но и отдельный лист или даже кусок зеленой бумаги. Маленькая черная табличка на белом фоне или белая на черном привлекают внимание гусениц, если вблизи нет предметов другого цвета; в противном случае, предпочтение всегда отдается зеленому цвету. При наличии двух зеленых табличек, из которых одна помещена на белом, а другая—на черном фоне, гусеницы направляются к первой. Из двух лежащих рядом небольших табличек черного и белого цвета избирается вторая. Гусеницы распознают (крайне приблизительно) стебли разных растений, повидимому, при помощи осязания и обоняния. Если к стволу дерева прикрепить кружок черной бумаги, то гусеницы предпочитают взбираться именно на этот ствол; следовательно, выбор определяется признаком «нависающей темной поверхности».

Гусеницы, достигшие фазы окукливания (*Vanessa*), предпочитают плоскости, наклоненные под углом более 45°, причем охотнее всего избирают плоскости, расположенные наиболее наклонно. Освещение не оказывает прямого действия; гусеницы, повидимому, лишь избегают слишком яркого освещения брюшка. Гусеница, помещенная в освещаемый со всех сторон стеклянный ящик, предпочитает приступить к окукливанию под горизонтальной крышкой, а не на одной из вертикальных стенок. У гусениц *Gonopteryx rhamni* освещение снизу вызывает окукливание в положении вниз головой. Гусениц, достигших фазы окукливания, перестает привлекать зеленый цвет, и они предпочитают бурые и черные субстраты, причем в этом случае их привлекают не описанные выше маленькие черные таблички, расположенные на белом фоне, а обширные черные поверхности (положительный скототаксис). На этой фазе развития их уже не привлекают стебли крапивы, предпочитаемые гусеницами ранних стадий развития, и начинают привлекать деревянистые растения. Однако и в данном случае прикрепление на стебле этих растений черного бумажного кружка повышает процент закрепившихся на нем гусениц (Гётц, 1936).

ЗРИТЕЛЬНЫЕ И ХИМИЧЕСКИЕ СТИМУЛЫ

Роль органов чувств в привлечении особей разного пола у чешуекрылых. У *Eumenis semele* копуляции предшествуют преследование самки самцом и совершенно своеобразный «танец» последнего. Движения кусочков бумаги, прикрепленных к концу гибкого прута, могут вызвать

характерный взлет этих насекомых. Цвет рисунка на крыльях самки, очевидно, не имеет значения, так как бумажки коричневого, черного или

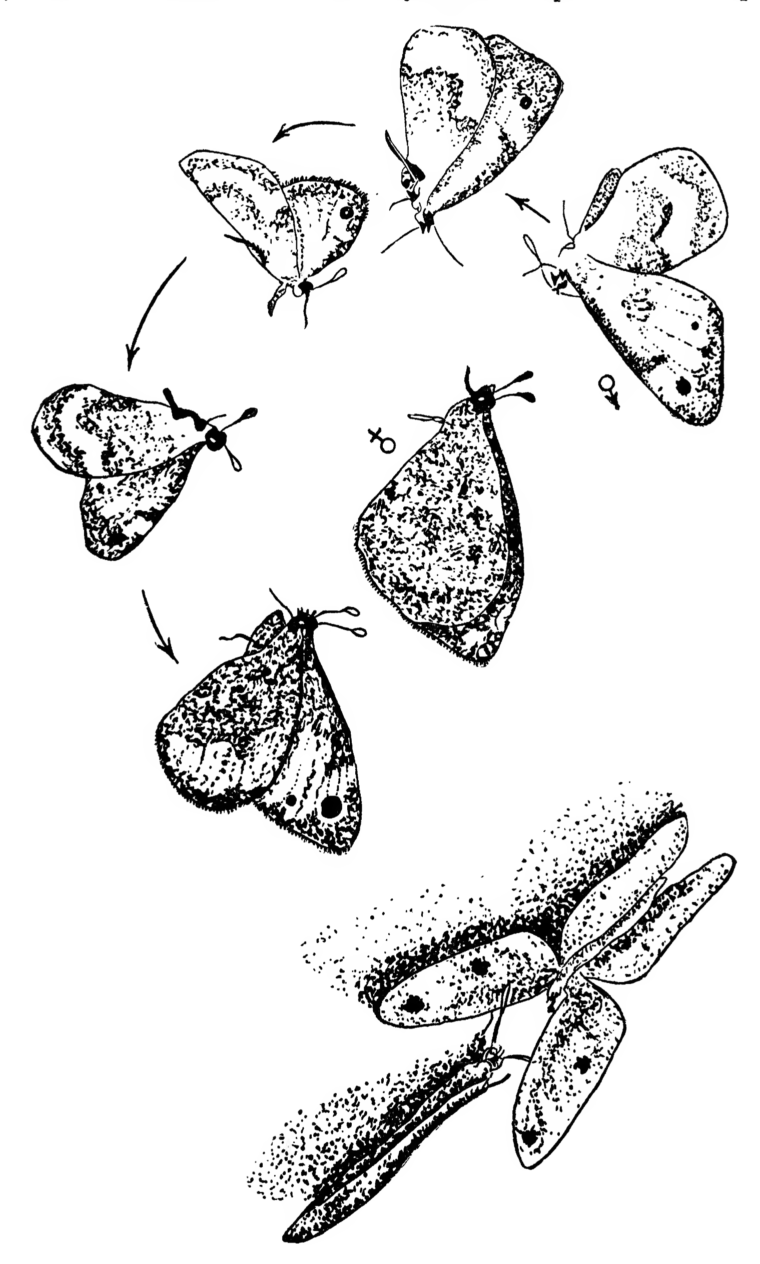


Рис. 63. Брачный танец *Eumenis semele*. Самец с полураскрытыми крыльями описывает вокруг самки полукруг. Самка прикасается антеннами к пахучим железам самца, расположенным у края передних крыльев. (По Тинбергену с сотрудниками, 1940.)

красного цвета оказывают одинаковое действие; очевидно, при этом важна лишь относительная яркость их цвета. *Форма* моделей также безразлична, но *размер* играет существенную роль, и самцы реагируют только на модели определенной величины. Влияние *расстояния* несколько сложнее, и среди

моделей различного размера, помещенных перед самцом под одинаковым углом зрения, предпочтение оказывается наиболее близко расположенным и мелким моделям. «Привлекательность» модели определяется в основном ее *движением*, причем подпрыгивающие и кувыркающиеся модели вдвое привлекательнее двигающихся плавно. Кроме того, в данном случае, очевидно, происходит также суммация раздражений: движущаяся не окрашенная модель слабо привлекает насекомое; движущаяся модель, окрашенная в коричневый цвет, привлекает его гораздо сильнее. Следовательно, у насекомого проявляется не простой рефлекс, а сложная реакция. Однако вся реакция в основном определяется температурой и половым состоянием насекомого.

После взлета самец опускается возле самки, слегка раскрывая передние крылья (рис. 63). Самка прикасается антеннами к внутренним краям последних, на которых находятся пахучие железы, и самец описывает вокруг самки полукруг. Весь этот процесс длится несколько секунд и иногда повторяется несколько раз. Смазывание лаком участков крыльев самца, содержащих пахучие железы, тормозит копуляцию. Повидимому, раздражение пахучих желез, происходящее при прикосновении антенн самки к крыльям самца, заставляет насекомое прервать полет и принять неподвижное положение, облегчающее копуляцию (Тинберген, Мейзе, Борема и Вароссио, 1942).

У самцов бабочек *Argynnis paphia* или *Vanessa* подобные же модели вызывают не характерное брачное поведение, а, как это ни странно, развертывание хоботка. Наиболее сильное действие оказывают окрашенные фигуры сложных очертаний (рис. 64); наиболее привлекательными оказались модели с поверхностью определенной площади, контрастирующие с субстратом (Ильзе, 1932).

ВКУСОВЫЕ И КИНЕСТЕТИЧЕСКИЕ СТИМУЛЫ

Самка долгоносика *Anthonomus cinctus* осенью откладывает яйца в цветочные почки грушевого дерева, чаще всего предварительно прокалывая их несколько раз для добывания пищи. Яйца откладываются в отверстие, проколотое в чешуйках почки почти всегда на высоте верхней ее трети. Откладывание яиц совершается и в лабораторных условиях, причем они откладываются как в нормально расположенные почки, так и в перевернутые верхушкой вниз. В последнем случае местоположение отверстия не меняется (в верхней трети почки). Если же почку отделить от ветки и затем булавкой прикрепить на то же самое место, но верхушкой к ветке, то насекомые только в редких случаях пробуравливают в них отверстия, но никогда не откладывают яиц. То же самое происходит и при удалении дистальной половины или лишь верхушки почки и замещении ее кусочком сердцевины бузины (такой же формы) или при покрывании почек яблони чешуйками почек груши (рис. 65). Откладывание же яиц происходит лишь в тех случаях, когда внутреннюю часть почки заменяют сердцевиной бузины так, чтобы она была покрыта лишь несколькими чешуйками почки груши. В кусочках бузины конической формы (подобной форме почек), неприкрытых чешуйками почек, обнаруживается много пробуравленных отверстий; в кусочках же сферической или кубической формы их очень мало. Следовательно, процесс откладывания яиц можно разбить на три последовательных этапа: 1) принятие определенного положения тела, обусловливаемое конической или яйцевидной формой почки; 2) последующее или почти одновременное просверливание отверстия; 3) откладывание яиц, вызываемое вкусовым ощущением, возникающим при поедании наружных чешуек почки. Следовательно, у *Anthonomus* процесс откладки яиц в основном обусловливается вкусовыми и кинестетическими стимулами (Гризон и Шевалье, 1947).

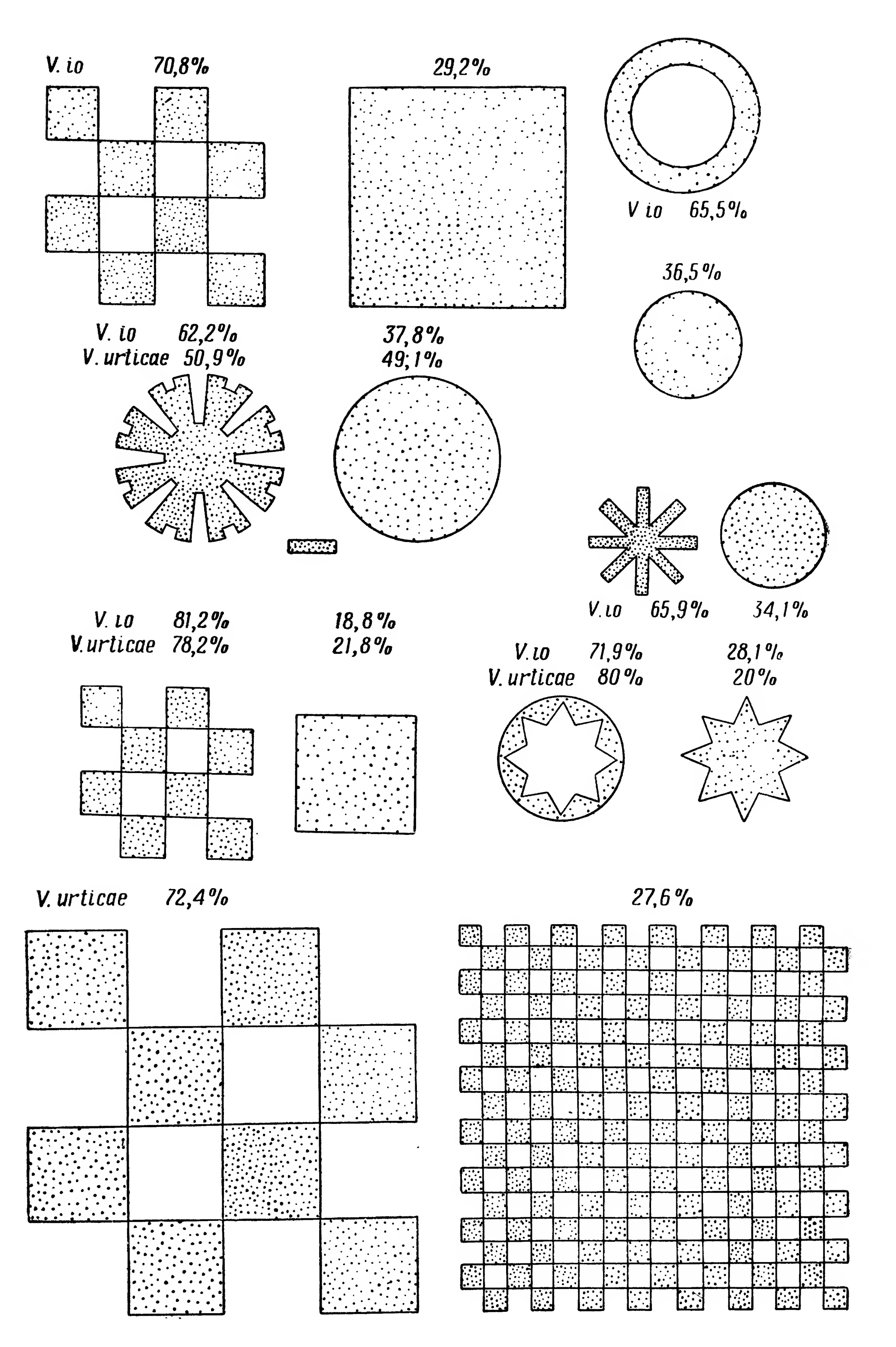


Рис. 64. Восприятие различных фигур *Vannessa io* и *V. urticae*. Цифры показывают частоту развертывания хоботка. Фигуры испытывались попарно. (Из Ильзе, 1932.)

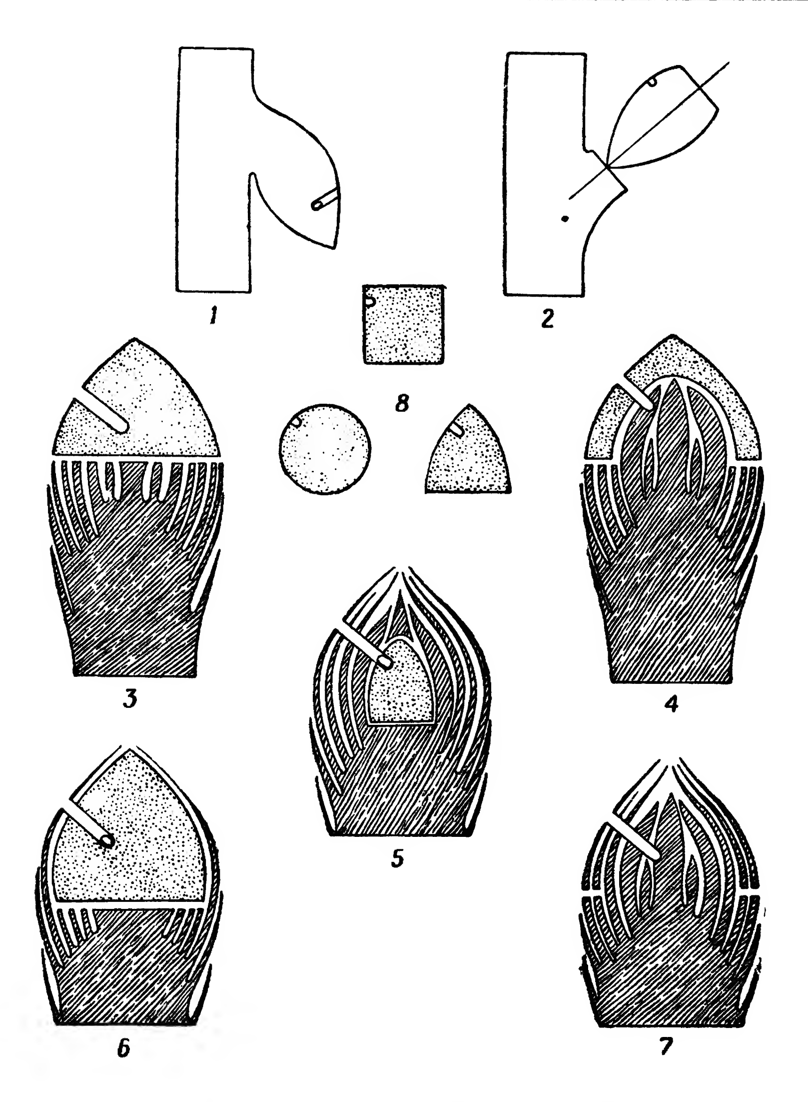


Рис. 65. Место откладки яйца *Anthonomus cinctus* в почку грушевого дерева.

1—почка, повернутая вершиной вниз (откладка производится); *2*—отрезанная почка прикреплена к ветке в положении, обратном нормальному (откладка не производится); *3*—верхняя половина почки замещена кусочком сердцевины бузины той же формы (откладка не производится); *4*—верхние чешуйки почки замещены кусочком сердцевины бузины (откладка не производится); *5* и *6*—внутренняя часть почки замещена кусочком сердцевины бузины (откладка производится даже в том случае, если кусочек бузины покрыт только одной чешуйкой); *7*—верхние чешуйки почки грушевого дерева замещены чешуйками почки яблони (откладка не производится); *8*—на конических кусочках бузины обнаруживается большое количество пробуравленных отверстий, на сферических или кубических—небольшое. (Из Гризона и Шевалье, 1947.)

ВОСПРИЯТИЕ ВРЕМЕНИ

Пчел, приученных прилетать за медом в определенные часы, можно заставить опаздывать к этому сроку, помещая их на несколько часов на холод (от —2 до —7°), вызывающий предсмертное понижение активности. Содержание пчел при температуре 39—41°, наоборот, вызывает слишком ранний их прилет. Однако после содержания пчел в течение нескольких

часов в темноте или при средних температурах и при их наркотизировании время прилета не изменяется. Пчел можно приучить прилетать в разное время в два разных места и даже изменить их обычный суточный ритм. Известно, что некоторые цветы только в определенное время суток выделяют достаточное количество нектара; например, цветы гречихи выделяют его только по утрам, и пчелы никогда не посещают эти цветы в вечернее время (рис. 66). Следовательно, способность ощущения времени имеет биологическое значение (Клебер, 1935; Белинг, 1929). Подобной способностью обладают также и осы (Верлен, 1929).

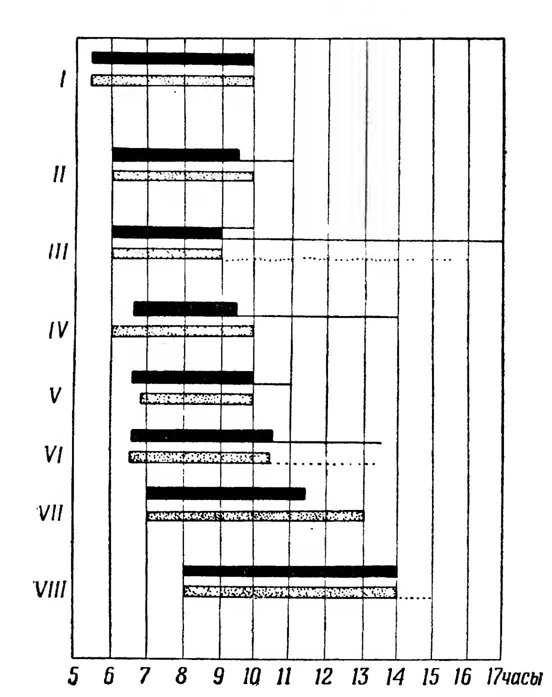


Рис. 66. Посещаемость цветов пчелами. Черная полоса—максимальная секреция нектара; продолжающая ее тонкая черная линия—минимальная секреция нектара. Полоса с точками—максимальное число посещений; продолжающая ее пунктирная линия—минимальное число посещений.

I—Papaver rhoeas; II—Papaver somniferum; III—Verbascum thapsiferum; IV—Verbascum phlomoides; V—Rosa arvensis; VI—Rosa multiflora; VII—Verbascum officinale; VIII—Convolvulus tricolor. (Из Клебера, 1935.)

У муравьев можно выработать условный рефлекс, сохраняющийся в течение 24 час., иногда в течение нескольких дней (до 5), а иногда в течение 3, 5, 21, 22, 26, 27 час. Достаточно 2 раза подряд дать им пищу, чтобы их поведение стало подчиняться определенному ритму. Тех же самых особей можно за тот же срок приучить к 22- и 24-часовому ритму. Если муравьев после принятия пищи усыпить на несколько часов хлороформом или эфиром, то это не помешает им после пробуждения явиться в определенное место к сроку. Введение иодированного тиреоглобулина, вызывающего повышение температуры тела, заставляет их появляться раньше назначенного времени, а введение эухинина—запаздывать. Салициловая и мышьяковая кислоты вызывают нарушение поведения, отмеченное в табл. 55. Однако следует отметить, что некоторые авторы отрицают наличие у муравьев способности к восприятию времени. Появление огромного числа муравьев рабочих в определенное время дня объясняют изменением климатических условий и в особенности изменением влажности (Рейхле, 1943). У пчел и ос введение эухинина и иодированного тиреоглобулина вызывает такие же результаты, как и у муравьев.

Тот факт, что наркоз не изменяет заметным образом поведения пчел и муравьев (Кальмус, 1934), дает основание предполагать, что восприятие времени обусловливается не нервной системой[1], а внутренними физиологическими процессами (Грабенсбергер, 1934), однако это предположение не является бесспорным, так как наркотики в соответствующих дозах изменяют лишь возбудимость нервной системы, а не ее основной обмен (Кальмус, 1934).

Термиты легко приучаются к 21-часовому ритму (Грабенсбергер, 1934).

---

[1] Все физиологические процессы зависят от функций нервной системы.—*Прим. ред.*

Таблица 55

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ВЕЩЕСТВ НА ВОСПРИЯТИЕ ВРЕМЕНИ У ПЧЕЛ
(из Грабенсбергера, 1934)

Введенное вещество	Содержание вещества в пище, %	Результат
Салициловая кислота	—	Ускорение
Иодированный тиреоглобулин	—	»
Эухинин	—	Запаздывание
Мышьяк	0,0001	0
»	0,0005	Запаздывание (3,5 часа)
»	0,00075	0
»	0,00085	Ускорение (1,5 часа)
»	0,001	» (3,5 часа)
»	0,002	» (6,5 часа)
Красный фосфор	0,001	» (6,5 часа)

Память. Само определение этого понятия является предметом бесконечных споров. Тараканы запоминали дорогу в лабиринте лишь на 30 мин. (*Blattella*—Шовен, 1947) или на несколько часов (*Periplaneta*—Брехер, 1929).

У *Dytiscus*, напротив, дрессировка на присутствие пищи сохраняется в течение нескольких дней (Шаллер, 1926). Пчелы, приученные находить пищу на цветных табличках, прилетают к ним в течение 4 дней (Фриш, 1914). Бабочки, подвергавшиеся такой же дрессировке, всё «забывают» уже на следующий день; однако дрессировка на запах сохраняется у них значительно дольше—в течение нескольких недель (Фриш, 1920). Следовательно, длительность сохранения в памяти зависит от применяемого раздражения. Например, у *Blatta* электрическое раздражение сохраняется в памяти значительно дольше, чем следование по определенному пути в лабиринте (Шиманский, 1912; Шовен, 1947), вследствие того, что «наказание», повидимому, производит большее действие, чем «поощрение» (Торпе, 1943).

ВОСПРИЯТИЕ ПРОСТРАНСТВА

Способность насекомых ориентироваться в пространстве изучают при помощи лабиринтов.

Низшие насекомые. Из низших насекомых дрессировке в лабиринте подвергались только различные виды тараканов (*Periplaneta americana*, *Blatta orientalis*, *Blattella germanica*). Тараканов *Periplaneta americana* и *Blatta orientalis* можно приучить к лабиринтам простых конструкций, причем эти насекомые руководствуются обонятельными раздражениями, к которым чувствительны рецепторы, расположенные на антеннах и на пальпах (Хантер, 1932; Брехер, 1929; Гэтс и Элли, 1933; Тэрнер, 1913). *Blattella germanica* руководствуются главным образом тактильными (антеннальные органы) и кинестетическими восприятиями и, кроме того, обладают чувством общей ориентации, центр которого не установлен. В выборе направления наиболее важными факторами являются отрицательный фототропизм и запах места, в котором насекомое длительно содержалось и в котором оно укрывается, пробежав ярко освещенный лабиринт. Зрительные восприятия, повидимому, не играют при этом никакой роли (Шовен, 1947).

Высшие насекомые. Муравьи способны находить путь в лабиринтах значительно более сложной конструкции. Правда, сам муравейник

представляет собой естественный лабиринт чрезвычайно сложного устройства. Изменение освещения во время дрессировки полностью дезориентирует этих насекомых; выработка правильной реакции происходит значительно скорее при нахождении пути к пище или гнезду, чем в обратном направлении (Шнейрла, 1933). В дрессировке пчел (Кальмус, 1937) основными факторами являются освещение лабиринта и зрительные восприятия (рис. 67).

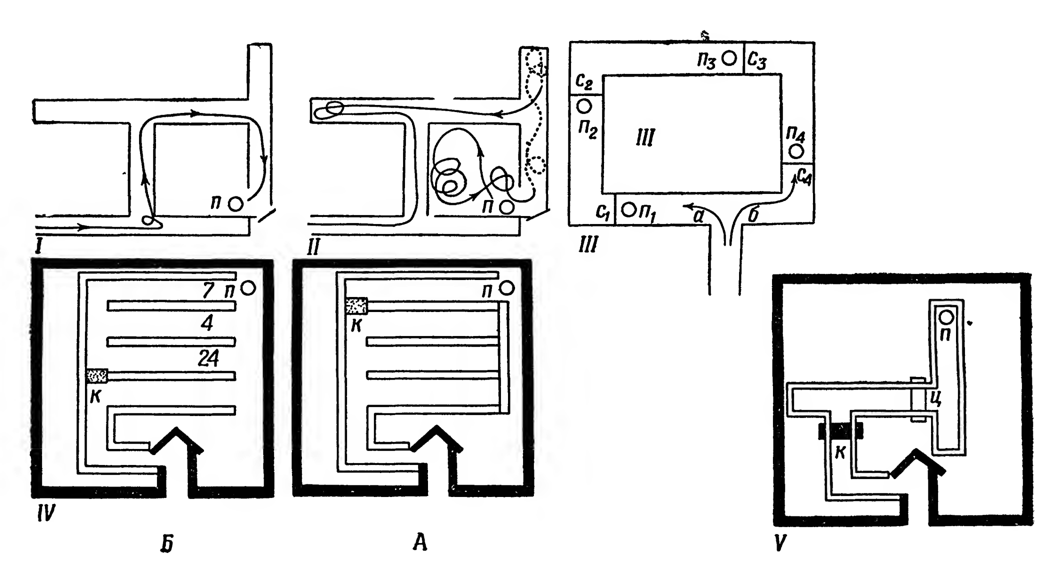


Рис. 67. Поведение пчелы в лабиринте.

I—путь пчелы в лабиринте простой конструкции, *п*—пища. *II*—обратный путь той же самой пчелы. *III*—пища постепенно перемещается от $п_1$ до $п_4$; с—переносная стенка, перемещаемая вместе с пищей. После того как насекомое приучается находить пищу в пункте $п_4$, стенку $с_4$ удаляют. Однако насекомое продолжает следовать по пути, указанному стрелкой *а*, никогда не избирая пути, указанного стрелкой *б*. *IV*. *А*—пчела, пройдя в лабиринте по куску картона (*к*), должна повернуть в боковой коридор, в котором помещена пища; *Б*—при перемещении картона наибольшее число пчел поворачивает в ближайший боковой коридор (цифры указывают число пчел). *V*—картон (*к*) и цинковая пластинка (*ц*) служат для пчел «сигналом» для поворота направо и налево. При перемещении пластинок пчелы ошибаются в направлении поворота. (По Кальмусу, 1937.)

Эти насекомые очень точно определяют расстояние до различных участков лабиринта, причем ориентирами могут служить некоторые особенности, например шероховатость участка субстрата, пройдя который пчела безошибочно поворачивает в том или другом направлении. Запоминание пути в лабиринте по направлению к пище и возвращение обусловливаются совершенно различными механизмами.

ОБУЧЕНИЕ НАСЕКОМЫХ

Хотя эта проблема несколько выходит за пределы чистой физиологии, мы считаем все же уместным сказать несколько слов о различных формах обучения, обнаруженных у насекомых после того, как они были установлены у высших животных.

1. *Привыкание*—форма обучения, после которого отрицательные реакции на какие-нибудь раздражения ослабляются и исчезают, если это раздражение многократно повторяется без неприятных последствий для животного. Это наиболее простой способ обучения (Торпе, 1943), который, несомненно, путают с затуханием условного рефлекса; например, привыкание *Drosophila* к запаху перечной мяты, *Nemeritis*—к запаху кедрового масла (Торпе), муравьев—к присутствию муравьев других видов, если этих насекомых предварительно перемешать и встряхнуть вместе.

2. *Сочетание рефлексов и других факторов*, связанных с обучением в лабиринте (см. выше).

3. *Скрытое приуч ние* к определенным условиям окружающей среды, которое проявляется, например, у перепончатокрылых при затаскивании добычи в свою нору и у всех других насекомых—при возвращении к своему жилью (*Carausius*—Шовен).

4. *Быстрое понимание задачи*, являющееся наиболее высокой психической функцией, повидимому, также свойственно насекомым (например, починка гнезда осой *Sphex*); однако окончательно утверждать это можно будет только после более детального исследования условий среды и привычных реакций насекомых.

5. *Обучение только что вылупившихся из яйца личинок* путем запечатлевания в памяти определенных восприятий, сохраняющихся и у взрослых особей. Иначе трудно было бы объяснить удивительное постоянство зоны гнездования у последовательных поколений *Bembex*; очевидно, детали пейзажа, воспринимаемые только что вылупившимися личинками, неизгладимо запечатлеваются в их памяти. Однако прежде чем окончательно утверждать наличие подобной совершенно особой формы обучения, следует остановиться и на других фактах, как, например, существование в Калифорнии знаменитых «деревьев бабочек», на которых каждый год опускаются мириады мигрирующих *Danais plexippus*. Продолжительность жизни этих насекомых не превышает одного года, и ни одно из них никогда не могло предварительно видеть эти деревья. Другим примером могут служить молодые самцы *Pholidoptera*, которые на различные ритмичные звуки отвечают ритмичным же стрекотанием до тех пор, пока не услышат стрекотание другого самца. После того как они ответили на стрекотание своих собратьев, у них уже невозможно вызвать эту реакцию искусственными раздражениями. Однако эти данные касаются лишь молодых самцов, и, быть может, точность ритмического ответа связана с физиологической зрелостью насекомого; следовало бы повторить эти опыты на более взрослых самцах.

РИТМ АКТИВНОСТИ

Активность насекомых неодинакова на протяжении суток. Ритм активности чрезвычайно постоянен и, повидимому, не зависит от окружающих условий. Как мы уже отмечали, у *Noctuidae*, *Phaneroptera* и *Carausius* наблюдается периодическое и регулярное перемещение пигмента радужины. Однако *Carausius*—ночное насекомое; он питается и откладывает яйца только ночью, причем подобное поведение сохраняется у него в течение некоторого времени при содержании как в темноте, так и при непрерывном освещении (Штейнигер, 1936; Кальмус, 1938). *Luciola sinensis* и *Photinus pyralis* светятся только в определенное время суток (в начале ночи) даже при неизменных условиях освещения (Штейн-Белинг, 1934; Бекк, 1937). У сверчка (*Gryllus*), содержащегося в полной темноте при постоянной температуре и влажности, свойственный ему суточный ритм активности сохраняется в течение двух недель. Инверсия нормального суточного освещения вызывает изменение нормального ритма активности, которое может сохраняться в течение длительного времени (Лутц, 1932; Парк и Целлер, 1932). У *Ptinus* можно создать определенный ритм активности путем изменения температуры при постоянном освещении или путем изменения освещения при постоянной температуре.

Подобный «температурный» или «световой» ритм активности может сохраняться у насекомого в течение нескольких дней и после возвращения его в нормальные условия (Бентли, Гэнн и Эуэр, 1941). У *Blatta orientalis* ритм активности, повидимому, определяется в первую очередь не светом, а

другими факторами (рис. 68; Гэнн, 1940; Мелленби, 1940); очевидно, он обусловливается регулярными гормональными изменениями, происходящими в организме (Кальмус, 1938). У общественных насекомых (муравьи, термиты) наблюдается одинаковая активность в течение суток, несомненно, вследствие однообразия условий среды, в которой они живут.

Ритм *вылупления* или *откладки* яиц часто также имеет совершенно четкий характер (*Carausius*—Кальмус). У насекомых многих видов вылупление происходит только в определенное время суток даже в том случае, когда

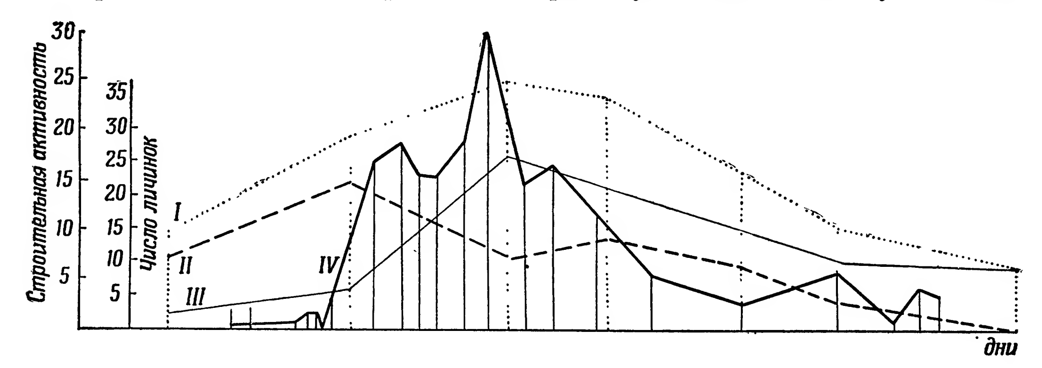


Рис. 68. Активность ос.

I—среднее число личинок; *II*—число личинок ранних стадий развития; *III*—число личинок поздних стадий развития, ячейки которых требуется увеличить; *IV*—строительная активность. (Из. Штейнера, 1932.)

атмосферные условия остаются неизменными; у *Ephestia* этот процесс совершается обычно вечером, а у *Drosophila* — утром. У последних этот ритм удалось нарушить только после содержания 15 последовательных поколений в условиях, не меняющихся в течение суток. Однако даже и в этом случае достаточно было лишь один раз выставить насекомых на дневной свет, чтобы у них вновь проявился первоначальный ритм. У куколки *Drosophila* чувствительностью к свету обладает передний участок тела (Кальмус, 1939). Ритм активности *Drosophila* изменяется под влиянием повышения температуры или уменьшения парциального давления кислорода (Бюннинг, 1935).

ЛИТЕРАТУРА

Abbott C. E., 1927. The reactions of *Datana* larvae to sounds, *Psyche*, 34, 129—133.

Abbott C. E., 1927. Experimental data on the olfactory senses of Coleoptera, with special reference to the Necrophori, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 20, 207—316.

Abbott C. E., 1927. Further observations on the olfactory senses powers of the Necrophori, *Ann. Entom. Soc. Amer.*, 20, 550—553.

Abbott C. E., 1941. A comparison of the sensory responses of *Polistes* and *Lucilia* to sugars, *Proc. Arkansas Acad. Sc.*, 1, 35—37.

Adrian A. D., 1937. *J. Physiol.*, 91, 66—89.

Alverdes F., 1925. Körperstellung und Lokomotion bei Insekten nach Eingriffen am Gehirn, *Biol. Zbl.*, 45, 353—364.

Anderson A. C., 1932. The sensitivity of the legs of common butterfly to sugars, *J. exper. Zool.*, 63, 235—259.

Auger P., Fessard A., 1925. *C. R. Soc. Biol.*, 99, 400.

Autrum H., 1936. Eine Theorie der Schwallwahrnehmung für Luftarthropoden, *Verh. dtsch. Zool. Ges.*, 38, 125—134.

Autrum H., 1936. Das Stridulieren und Hören der Ameisen, *S. B. Ges. Naturf. Fr. Berlin*, 210—219.

Autrum H., 1940. Ueber Lautaüsserungen und Schwallwahrnehmung bei Arthropoden. Das Richtungshören von *Locusta* und Versuch einer Hörttheorie für Tympanalorgan von Locustidentyp, *Z. vergl. Physiol.*, 28, 326—352.

Autrum H., 1941. Ueber Gehör und Erschütterungssinn bei Locustiden, *Z. vergl. Physiol.*, 28, 580—632.

Autrum H., 1943. Ueber kleinste Reize bei Sinnesorganen, *Biol. Zbl.*, **63**, 209—235.

Baier L., 1930. Contribution to the physiology of the stridulation and hearing in insects, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **47**, 151.

Baldus K., 1927. Untersuchungen zur Analyse der Zwangsbewegungen der Insekten, *Z. vergl. Physiol.*, **6**, 99—150.

Bauer L., 1938. Geschmackphysiologische Untersuchungen an Wasserkäfern, *Z. vergl. Physiol.*, **26**, 107.

Baumgartner N., 1928. Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen, *Z. vergl. Physiol.*, **7**, 56—143.

Baunacke W., 1912. Statische Sinnesorgane bei den Nepiden, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, **34**, 179—346.

Bedau K., 1911. Das Facettenauge der Wasserwanzen, *Z. wiss. Zool.*, **97**, 417—456.

Beling I., 1929. Ueber das Zeitgedächtnis der Bienen, *Z. vergl. Physiol.*, **9**, 257—338.

Bentley E. W., Gunn D. C., Ewer D. L., 1941. The biology and behaviour of *Ptinus tectus* (*Coleoptera*, *Ptinidae*) a pest of stored products. I. The daily rythm of locomotory activity especially in relation to light and temperature, *J. exper. Biol.*, **18**, 182—195.

Bernard F., 1937. Recherche sur la morphogenèse des yeux composés d'Arthropode. Développement. Croissance. Réduction, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, Suppl. 23, 1—162.

Bertholf L. M., 1933. The extent of spectrum for *Drosophila* and the distribution of stimulative efficiency in it, *Z. vergl. Physiol.*, **18**, 32—65.

Van-Beusekom G., 1948. Some experiments on the optical orientation in *Philanthus triangulum*, *Behaviour*, **1**, 195—225.

Bierens de Haan J. A., 1928. Ueber Wahl nach relativen und absoluten Merkmalen Versuche an Affen und Bienen, *Z. vergl. Physiol.*, 462—487.

Borell du Vernay W., 1942. Assoziationsbildung und Sensibilisierung bei *Tenebrio molitor*, *Z. vergl. Physiol.*, **30**, 84—116.

Bozler F., 1925. Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Stirnaugen der Insekten, *Z. vergl. Physiol.*, **3**, 145—182.

Brecher G., 1929. Beitrag zur Raumorientierung der Schabe, *Periplaneta orientalis*, *Z. vergl. Physiol.*, **10**, 497—526.

Brues C., Photographic evidence of the visibility of color patterns in butterflies to the human and insect eye, *Proc. Amer. Ac. Arts. Sc.*, **74**, 281—285.

Buck, 1937. Studies on the fireflies. I. II., *Physiol. Zool.*, **10**, 45—58; 412—419.

von Buddenbrock W., 1919. Die vermutliche Lösung der Halterenfrage, *Pflüger's Arch.*, 175.

von Buddenbrock W., 1935. Grundriss der vergleichenden Physiologie, Berlin, Bornträger.

von Buddenbrock W., Schulz E., 1933. Beiträger zur Kenntnis der Lichtkompassbewegung und der adaptation des Insektenauges, *Zool. Jhrb.*, *allg. Zool.*, 52.

Bugnion E., 1908. *J. Physiol. Neurol.*, № 13.

Bugnion E., Popoff, 1911. *Arch. Zool.*, **17**, 643—674.

Bünning, E., 1935. *Ber. Dtsch. Botan. Ges.*, **53**, 594—623.

Cameron A. E., 1934. The life history and structures of *Haematopoda pluvialis*, *Trans. R. Soc.*, 58, 211—250.

Chauvin R., 1941. Contribution à l'étude physiologique du Criquet pèlerin et du déterminisme des phénomènes grégaires, *Ann. Soc. Entom. Fr.*, 133—273.

Chauvin R., 1947. Études sur le comportement de *Blattella germanica* dans divers types de labyrinthes, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **71**, 93—128.

Collins D. L., 1934. Iris pigment migration and its relation to behaviour in the codling moth, *J. exper. Zool.*, **69**, 165—198.

Crescitelli T., Jahn T. L., 1939. The electrical response of the dark adapted grasshopper eye to various intensities of illumination and to different qualities of light, *J. cell. a. comp. Physiol.*, **13**, 105—112.

Crescitelli T., Jahn T. L., 1939. The effect of temperature on the electrical response of the grasshopper eye, *J. cell. a. comp. Physiol.*, **14**, 13—27.

Crozier W. J., Wolff E., Wolf G. Z., 1937. Critical illumination and critical frequency for response to flicked light in dragonfly larvae, *J. gener. Physiol.*, 20, 363—392.

Day M. F., 1941. Pigment migration in the eyes of the moth *Ephestia kühniella*, *Biol. Bull.*, **80**, 275—291.

Debaisieux P., 1934. Scolopidia des pattes chez les Insectes névroptères, *Ann. Soc. Sc. Bruxelles.*, **54**.

Debaisieux P., 1934. Les organes scolopidaux des Insectes. Organe subgénual des fourmis, *Ann. Soc. Sc. Bruxelles*, **54**.

Debaisieux P., 1935. Organes scolopidiaux des pattes d'Insectes. I. Lépidoptères, Trichoptères, *Cellule*, **44**.

Debaisieux P., 1936. Organes pulsatiles des tibias de Notonecte, *Ann. Soc. Sc. Bruxelles*, **56**.

Debauche H., 1935. Recherches sur les organes sensoriels antennaires de *Hydropsyche longipennis*, *Cellule*, 44.
Debauche H., 1936. Études cytologiques comparées de l'organe de Johnston des Insectes, *Cellule*, 45.
Demoll R., 1917. Sinnesorgane der Arthropoden, Braunschweig.
Demoll R., 1918. Der Flug der Insekten und der Vögel, Jena, 68 p.
Dethier V. G., 1937. Gustation and olfaction in Lepidopterous larvae, *Biol. Bull.*, 72, 7—23.
Dethier V. G., 1939. Taste threshold in Lepidopterous larvae, *Biol. Bull.*, 76, 325—329.
Dethier V. G., 1941. The functions of the antennal receptors in lepidopterous larvae, *Biol. Bull.*, 8, 403—414.
Dethier V. G., 1941. Chemical factors determining the choice of plants by *Papilio* larvae, *Am. Natur.*, 75, 61—75.
Dethier V. G., 1942. The dioptric apparatus of lateral ocelli. I. The corneal lens, *J. cell. a. comp. Physiol.*, 10, 301—313.
Dethier V. G., 1943. The dioptric apparatus... II. Visual capacities of the ocellus, *J. cell. a. comp. Physiol.*, № 22.
Dethier V. G., 1948. Chemical Insects attractants and repellents, London.
Dethier V. G., Chadwick L. E., 1947. Rejection thresholds of the blowfly for a series of aliphatic alcohols, *J. gener. Physiol.*, 30, 247—253.
Eastham E. S., 1936. The sensillae and related structures on the gills of nymphs of the genus *Caenis*, *Trans. R. Entom. Soc.*, 85, 401—414.
Eger H., 1937. Ueber den Geschmacksinn von Schmetterlingsraupen, *Biol. Zbl.*, 57, 293—308.
Eggers F., 1936. Kritische Bemerkungen zur Halterenfrage, *Zool. Anz.*, 115.
Ehrlich H., 1943. Verhaltensstudien an der Schabe *Periplaneta americana*, *Z. Tierpsych.*, 5, 497.
Ellsworth J. K., 1933. The photoreceptive organs of a flesh-fly larva, *Lucilia sericata*. An experimental and anatomical study, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 26, 303—315.
Engländer H., 1941. Die Bedeutung der weissen Farbe für die Orientierung der Bienen am Stand, *Arch. Bienenk.*, 21, 81—114.
Exner S., 1891. Die Physiologie der fazettierten Augen von Krebsen und Insekten, Leipzig und Vienne, 206 p.
Flugge C., 1934. Geruchliche Raumorientierung von *Drosophila melanogaster*, *Z. vergl. Physiol.*, 20, 463.
Forel A., 1886. Expériences et remarques critiques sur les sensations des Insectes. *Rec. Z. Suisse*, 4, 1—50, 145—240.
Freiling H. H., 1909. Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge nebst Beitrag zur Kenntnis der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel und der Duftpinsel der Männchen von *Danais* und *Euploea*, *Z. wiss. Zool.*, 92, 210—290.
Friederichs H., 1931. Die Funktionen der Ocellen bei der Lepidopteren, *Internat. Z. Entom.*, 25, 326—332.
Friederichs H., 1931. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Sehorgane der Cicindeliden, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 21, 1—172.
Friedlaender M., 1931. Zur Bedeutung des Fluglochs im optischen Feld der Biene bei senkrechter Dressuranordnung, *Z. vergl. Physiol.*, 15, 193—260.
Frings H., 1941. The loci of olfactory organs in the blow-fly, *Cynomyia cadaverina*, *J. exper. Zool.*, 88, 65—93.
Frings H., 1944. The loci of olfactory organs in the honey-bee, *Apis mellifica*, *J. exper. Zool.*, 97, 123—134.
Frings H., 1946. Gustatory thresholds for sucrose and electrolytes for the cockroach, *Periplaneta americana*, *J. exper. Zool.*, 102, 23—51.
Frings H., O'Neal B. R., 1947. *J. exper. Zool.*, 103, 61.
von Frisch K., 1927. Aus dem Leben der Bienen, *Vorstandl. Wiss.*, 1, 1—149.
von Frisch K., 1926. Vergleichende Physiologie des Geruchs und Geschmacksinnes, Hdb. Norm. Path. Physiol., 2, 203—239.
von Frisch K., 1934. Ueber den Geschmacksinn der Biene, *Z. vergl. Physiol.*, 21, 1—156.
Friza, 1928. *Z. vergl. Physiol.*, 8.
Gaffron M., 1934. Untersuchungen über das Bewegungssehen bei Libellenlarven Fliegen und Fischen, *Z. vergl. Physiol.*, 20, 299—337.
Gates M. F., Allee W. C., 1933. Conditioned behavior of isolated and grouped cockroaches in a simple maze, *J. comp. Psychol.*, 15, 331—358.
Gaul A. C., 1941. Experiments on the taste sensitivity of *Dolichovespula arenaria* (*Hymenoptera*, *Vespidae*), *J. N. Y. Entom. Soc.*, 49, 367—369.
von Gavel L., 1939. Die kritische Streifenbreite als Mass der Sehschärfe bei *Drosophila melanogaster*, *Z. vergl. Physiol.*, 27, 80—135.
Glaser, 1927. Olfactory responses of the antennae of insects, *Psyche*, № 34.

Götz B., 1936. Beiträge zur Analyse des Verhaltens von Schmetterlingsraupen beim Aufsuchen des Futters und des Verpuppungsplatzes, *Z. vergl. Physiol.*, **23**, 428—503.

Grabensberger W., 1934. Untersuchungen über das Zeitgedächtnis der Ameisen und Termiten, *Z. vergl. Physiol.*, **23**, 428—503.

Grabensberger W., 1934. Der Einfluss von Salicylsäure, gelben Phosphor und weissen Arsenik auf das Zeitgedächtnis der Ameisen, *Z. vergl. Physiol.*, **20**, 501—510.

Grabensberger W., Experimentelle Untersuchungen über das Zeitgedächtnis von Bienen und Wespen nach Verfütterung von Euchinin und Iodthyreoglobulin, *Z. vergl. Physiol.*, **20**,. 338—342.

Grison P., Chevalier M., 1947. Le déterminisme de la ponte chez l'Anthonome du poirier, *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 145—151.

Gunn D. L., 1940. The daily rythm of activity of the cockroach *Blatta orientalis* Aktograph experiments, especially in relation to light, *J. exper. Biol.*, **17**, 267—277.

Hanström B., 1927. Ueber die Frage funktionelle verschiedene Zapfen und stäbchenartige Sehzellen in Komplexauge der Arthropoden vollkommen, *Z. vergl. Physiol.*, **6**, 566—597.

Haslinger F., 1935. Ueber den Geschmacksinn von *Calliphora erythrocephala*, *Z. vergl. Physiol.*, **22**, 614—639.

Hartline, 1928. *Am. J. Physiol.*, **83**, 466—483.

Hartwell, 1924. A study of the olfactory sense of Termites, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **17**, 131—162.

Hecht, Wald, 1934. *J. gener. Physiol.*, **17**, 517—547.

Hecht, Wolf, 1934. *J. gener. Physiol.*, **17**, 787.

Herter K., 1940—1942. Untersuchungen über den Temperatursinn von Warmblüterparasiten, *Z. Parasitenk.*, **12**, 552—589.

Hertweck, 1931. Anatomie und Variabilität der Nervensystems und der Sinnesorgane von *Drosophila melanogaster*, *Z. wiss. Zool.* **139**, 559—663.

Hertz M., 1929—1931. Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. I. II. III., *Z. vergl. Physiol.*, **8**, 693—748; **14**, 105—145; **15**, 628—674.

Hertz M., 1934. Zur Physiologie der Formen und Bewegungssehen, *Z. vergl. Physiol.*, **20**, 430—449.

Hertz M., 1935. Auslösungsvermögen des Bienenauges und optomotorische Reaction, *Z. vergl. Physiol.*, **21**, 579—604.

Hertz M., 1935. Figurale Unterscheidung und reziproke Dresuren bei der Biene, *Z. vergl. Phisiol.*, **21**, 604—615.

Hertz M., 1937. Beitrag zum Farbensinn und Formensinn der Biene, *Z. vergl. Physiol.*, **24**, 413—421.

Hertz M., 1938. Zur Technik und Methode der Bienenversuche mit Farbpapieren und Glasfiltern, *Z. vergl. Physiol.*, **25**, 239—250.

Hess, 1920. *Pflüger's Arch.*, **181**, 1—16.

Hochreuther R., 1913. Die Hautsinnesorgane von *Dytiscus marginalis*, ihr Bau, und ihre Verbreitung im Körper, *Z. wiss. Zool.*, **103**, 1—114.

Holmgren E., 1896. Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden, *Anat. Anz.*, **41**, 449—457.

Homann H., 1924. Der vertikal Illuminator als Augenspiegel bei kleinen Augen, *Biol. Zbl.*, **44**, 582—591.

Hörmann M., 1934. Ueber den Helligkeitssinn der Bienen, *Z. vergl. Physiol.*, **21**, 188—219.

Horstmann E., 1935. Die tagesperiodische Pigmentwanderungen im Facettenauge von Nachtschmetterlingen, *Biol. Zbl.*, **109**, 93—97.

Hundertmark A., 1937. Helligkeits- und Farbenunterscheidungsvermögen der Eiraupen der Nonne (*Lymantria monacha*), *Z. vergl. Physiol.*, **34**, 42—57.

Hundertmark A., 1937. Das Formunterscheidungsvermögen der Euraupen der Nonne *Lymantria monacha*, *Z. vergl. Physiol.*, **34**, 562—582.

Hunter W. S., 1932. The effect of inactivity produced by cold upon learning and retention in the cockroach *Blattella germanica*, *J. gener. Psychol.*, **41**, 253.

Ilse D., 1929. Ueber den Farbensinn der Tagfalter, *Z. vergl. Physiol.*, **8**, 658—692.

Ilse D., 1932. Zur Formwahrnehmung der Tagfalter, I. Spontan Bevorzugung von Formmerkmalen durch Vanessen, *Z. vergl. Physiol.*, **27**, 537—556.

Jahn T. C., Crescitelli F., 1939. The electrical response of the *Cecropia* moth eye, *J. cell. a. comp. Physiol.*, **13**, 113—119.

Jahn T. C., Crescitelli F., 1940. Diurnal change in the electrical response of the compound eye, *Biol. Bull.*, **78**, 42—52.

Jahn T. C., Wulff V. H., 1943. Electrical aspects of a diurnal rythm in the eye of *Dytiscus fasciventris*, *Physiol. Zool.*, **16**, 101—109.

Johnas W., 1911. Das Facettenauge der Lepidopteren, *Z. wiss. Zool*, **97**, 218—261.

Kalmus H., 1934. Ueber die Natur der Zeitgedächtnisse der Bienen, *Z. vergl. Physiol.*, **20**, 405—419.

Kalmus H., 1937. Vorversuche über die Orientierung der Biene im Stock, *Z. vergl. Physiol.*, 24, 166—187.
Kalmus H., 1939. Lage des Aufnahmeorgans für die Schlupfperiodik von *Drosophila*, *Z. vergl. Physiol.*, 26, 362.
Kalmus H., 1940. Diurnal rythm in the axolotl larva and in *Drosophila*, *Nature*, 1, 72—73.
von Kennell V., Eggers F., 1933. Die abdominalen Tympanalorganen der Lepidopteren, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 57, 1—104.
Kiesel A., 1894. Untersuchungen zur Physiologie des facettierten Auges, *S. B. Akad. Wien.*, 103, 97—139.
Kleber E., 1935. Hat das Zeitgedächtnis der Biene biologische Bedeutung, *Z. vergl. Physiol.*, 22, 221—262.
Knoll F., 1926. Insekten und Blumen, *Abh. Zool. Bot. Ges. Wien*, 12, 1—646, 1921—1946.
Kröning F., 1930. Hörorgane und Gehörsinn bei den Insekten, *Naturwissenschaften*, 18, 380—387.
Kühn A., Hertz M., 1927. Ueber den Farbensinn der Bienen, *Z. vergl. Physiol.*, 5, 75.
Kunze G., 1933. Einige Versuche über den Antennengeschmacksinn der Honigbiene, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, 52, 465—512.
Lammert A., 1925. Ueber Pigmentwanderung im Punktauge der Insekten, sowie über Lichte und Schwerkraft reaktionen von Schmetterlingsraupen, *Z. vergl. Physiol.*, 3, 225—278.
Lloyd D. C., 1940. Host selection by hymenopterous parasites of the moth, *Plutella maculipennis*, *Proc. R. Zool. Soc.*, B128, 451—484.
Lubbock, 1888. On the senses, instincts and intelligence of animals, with special reference to Insects, London, 292.
Lutz F. E., 1924. Apparently non-selective characters and combination of characters including a study of ultra-violet in relation to the flower-visiting habits of insects, *Ann. Acad. Sc. N. Y.*, 22, 181—283.
MacIndoo, 1926. Senses of the cotton boll-weevil. An attempt to explain how plants attract insects by smell, *J. Agr. Res.*, 33, 1095—1441.
Marchal P., 1910. Physiologie de l' insecte, Dictionnaire de physiologie de Richet.
Marshall, 1935. On the sensitivity of the chemoreceptors on the antenna and fore tarsus of the honey bee *Apis mellifica*, *J. exper. biol.*, 17—26.
Mayer A. M., 1874. *Am. Natur.*, 8, 577.
Melin D., 1941. The function of pore plates in Hymenoptera, *Zool. Bidr. Upsal*, 20, 303—344.
Melin D., 1941. Contributions to the knowledge of the flight of insects especially of the functions of the campaniform organs and halteres, *Uppsala Univ. Arskr.*, I, 247 p.
Mellanby K., 1940. The daily rythm of activity of the cockroach *Blatta orientalis*. 2 Observations and experiments on a natural infestation, *J. exper. Biol.*, 17, 278—285.
Minnich D. E., 1930. The chemical sensitivity of the legs in the blow-fly *Calliphora vomitoria*, to various sugars, *Z. vergl. Physiol.*, 2, 1—55.
Müller E., 1931. Experimentelle Untersuchungen an Bienen und Ameisen über die Funktionsweise der Stirnocellen, *Z. vergl. Physiol.*, 14, 368—384.
Murr L., 1930. Ueber den Geruchssinn der Mehlmottenschlupfwespe *Habrobracon juglandis*, *Z. vergl. Physiol.*, 11, 210.
Newton, 1931. On the so-called olfactory pores in the honey bee, *Q. J. microsc. Sc.*, 74, 647—665.
Oevermann H., 1936. Das statische Verhalten einiger Wasserwanzenarten, *Z. wiss. Zool.*, 149, 595—626.
Opfinger E., 1931. Ueber die Orientierung der Biene an der Futterquelle. Die Bedeutung von Anflug und Orientierungsflug für den Lernvorgang bei Farbform- und Ortsdressuren, *Z. vergl. Physiol.*, 15, 431—487.
Орлов Ю. А., 1924. *Z. wiss. Zool.*, 122, 425—502.
Parker, 1930. *J. R. Univ. Montana Agr. Exp. St.*, № 223.
Patten B. M., 1915. *Am. J. Physiol.*, 38, 313—338.
Pflugstaedt H., 1912. Die Halteren der Dipteren, *Z. wiss. Zool.*, 156, 1—128.
del Portillo J., 1936. Beziehungen zwischen dem Öffnungswinkel der Ommatidienkrümmung und Gestalt der Insektenaugen und ihrer funktionellen Aufgabe, *Z. vergl. Physiol.*, 23, 100—145.
Pouchet, 1872. De l' influence de la lumière sur les larves de Diptères privées d'organes extérieurs de la vision, *C. R. Acad. Sc.*
Precht H., 1942. Das Taxisproblem in der Zoologie, *Z. wiss. Zool.*, 156, 1—128.
Pringle J. W., 1930. Proprioception in insects. A new type of mechanical receptor from the palps of the cockroach, *J. exper. Biol.*, 15, 101—113.
Prüffer J., 1929. *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 51, 1—46; 1936, *Zool. Anz.*, 115, 157—159.

Pumphrey R. J., 1936. Slow adaptation of a tactile receptor in the leg of the common cockroach, *J. Physiol. Proceed.*, 87, 6.
Pumphrey R. J., 1937. Hearing in insects. The nature of response of certain receptors to auditory stimuli, *Proc. R. Soc.*, B126.
Pumphrey *R.* J., 1940. Hearing in insects, *Biol. Rev.*, 15, № 1.
Pumphrey R. J., Rawdon-Smith A. F., 1936. Synchronized action potentials in the cercal nerve of the cockroach *P. americana* in response to auditory stimuli, *J. Physiol. Proceed.*, 87, 4.
Pumphrey R. J., Rawdon-Smith A. F., 1939. Frequency discrimination in insects. A new theory, *Nature*, 1, 806—807.
Regen J., 1912. Experimentelle Untersuchungen über das Gehör von *Lyogryllus campestris*, *Zool. Anz.*, 40, 305—316.
Reichle F., 1943. Untersuchungen über Frequenzrythmen bei Ameisen, *Z. vergl. Physiol.*, 30, 227—251.
Ritter E., 1936. *Z. vergl. Physiol.*, 23, 543—570.
Roeder K. O., 1939—1940. Synchronized activity in the optic and protocerebral ganglia of the grasshopper *Melanoplus femur rubrum*, *J. cell. a. comp. Physiol.*, 14, 299—307.
Roeder K. O., 1939—1940. The origin of the visual rythm in the grasshopper *Melanoplus femur-rubrum*, *J. cell. a. comp. Physiol.*, 16, 399—401.
Rokohl R., 1942. Ueber die regionale Verschiedenheit der Farbentüchtigkeit in zusammengesetzten Augen von *Notonecta glauca*, *Z. vergl. Physiol.*, 29, 638.
Rösch-Berger K., 1933. Das Gedächtnis der Biene nach der Narkose, *Z. vergl. Physiol.*, 18, 474—480.
Rose M., Savornin J., Casanova J., 1948. Sur l' émission d' ondes ultrasonores par les abeilles domestiques, *C. R. Acad. Sc.*, 227, 912.
Salt G., 1937. The senses used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized und unparasitized hosts, *Proc. R. Soc.*, 122, 57—75.
Sälzle K., 1933. Untersuchungen an Libellenlarven über das Sehen bewegter Objekte, *Z. vergl. Physiol.*, 18, 347—368.
Schaller A., 1926. Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an Wasserkäfern und Fischen, *Z. vergl. Physiol.*, 4, 370.
Schenk O., 1903. *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 17, 573—618.
Schlegtendahl A., 1934. Beitrag zum Farbensinn der Arthropoden, *Z. vergl. Physiol.*, 20, 545—581.
Schlieper K., 1927. Farbensinn der Tiere und optomotorische Reaktionen, *Z. vergl Physiol.*, 6, 453—472.
Schmidt A., 1938. Geschmackphysiologische Untersuchungen an Ameisen, *Z. vergl. Physiol.*, 25, 350—378.
Schneirla T. C., 1933. Motivation and efficiency in ant learning, *J. comp. Psych.*, 15, 243—266.
Schremmer F., 1941. Versuche zum Nachweis der Rotblindheit von *Vespa rufa*, *Z. vergl. Physiol.*, 28, 457.
Schremmer F., 1940—1941. Sinnesphysiologische und Blumenbesuch des Falters *Plusia gamma*, *Zool. Jhrb.*, *Syst. Oekol.*, 74, 375—434.
Schwabe J., 1906. *Zoologica*, 20, № 6.
Sendler O., 1940. Vorgänge aus dem Bienenleben vom Standpunkte der Entwicklungsphysiologie, *Z. wiss. Zool.*, 153, 39—82.
Sihler H., 1924. Die Sinnesorgane an der Cerci der Insekten, *Zool. Jhrb.*, № 45.
Slifer E. L., 1935. Morphology and development of the femoral chordotonal organs of *Melanoplus.*, *J. Morphol.*, 58.
Slifer E. L., 1936. The scoloparia of *Melanoplus*, *Entom. News*, 47.
Sotavalta O., 1947. The flight tone (wing-stroke frequency) of Insects, *Acta Entom. Fenn.*, 4.
von Stein-Beling, 1934. *Biol. Rev.*, 10, 18—41.
Steiner G., 1942. Zur quantitativen Analyse tierischer Geruchsreaktionen, *Naturwissenschaften.*
Steiniger, 1936. Die Biologie der sogenannten tierischen Hypnose, *Erg. Biol.*, 13, 393.
Strebel O., 1932. Beiträge zur Biologie, Oekologie und Physiologie einheimischer Collembollen, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 25, 31—153.
von Studnitz G., 1932. Die statische Funktion der sogenannten «pelotaktischen» Organe (Schlammsinnorgan) der limnobiiden Larven, *Zool. Jhrb.*, *allg. Zool.*, 50, 419—446.
Sturdza S. A., 1942. Drehscheibenversuche mit roten Waldameisen, *Bull. Sect. Sc. Acad. Roumaine*, 34, 529—542.
Swartz G. E., 1941. The course of dark adaptation in the anterior ommatidia of *Eristalis tenax*, *J. exper. Zool.*, 91, 65—77.
Szymanski J. S., 1912. Modification of the innate behavior of cockroaches, *J. animal Behavior*, 2, 81.

Taylor I. R., Crescitelli F., 1944. The electrical changes in response to illumination of the dark and light adapted eye of *Dissosteira carolina*, *Physiol. Zool.*, 17, 193—199.
Taylor I. R., Nickerson M., 1943. Features of the electrical responses of the bee-moth eye, *Physiol. Zool.*, 26, 231.
Thorpe W. H., 1938. Further experiments on olfactory conditioning in a parasitic insect. The nature of the conditioning process, *Proc. R. Soc.*, B126, 370—397.
Thorpe W. H., 1939. Further studies on the pre-imaginal olfactory conditioning in insects, *Proc. R. Soc.* B127, 424—433.
Thorpe W. H., Crisp D. H., 1947. Studies on plastron respiration. I, II, *J. exper. Biol.*, 227—309.
Tinbergen N., 1935. Ueber die Orientierung des Bienenwolfes *Philanthus triangulum*. II. Die Bienenjagd, *Z. vergl. Physiol.*, 21, 699—716.
Tinbergen N., Boerema L., K., Varossieau V. V., Meeuse B.J.D., 1940. Die Balz des Samtfalters, *Eumenis semele*, *Z. Tierpsych.*, 5, 182—226.
Tinbergen N., Kruyt M., 1937. Ueber die Orientierung des Bienenwolfes *Philanthus triangulum*, *Z. vergl. Physiol.*, 25, 283—334.
Tischler W. E., 1937. Ein Beitrag zum Formensehen der Insekten, *Zool. Jhrb.*, 57, 156—202.
Turner G. H., 1912. An experimental investigation of an apparent reversal of the responses to light of the roach *Periplaneta orientalis*, *Biol. Bull.*, № 23.
Turner G. H., 1913. Behavior of the common roach (*P. orientalis*) in an open maze, *Biol. Bull.*, № 25.
Verlaine L., 1929. L'instinct et l'intelligence chez les Hyménoptères, *Bull. Ann. Soc. Entom. Belg.*, 68, 240—250; 69, 115—125, 225—228.
Vogel B., 1931. Ueber die Beziehungen zwischen Süssgeschmack und Nährwert von Zuckern und Zuckeralkoholen bei der Honigbiene, *Z. vergl. Physiol.*, 14, 271—347.
Wahl O., 1936. *Z. vergl. Physiol.*, 24, 116—142.
Warnke G., 1931. Experimentelle Untersuchungen über den Geruchsinn von *Geotrupes sylvaticus* und *G. vernalis*, *Z. vergl. Physiol.*, 14, 126.
Weber H., 1931. Biologie der Hemipteren, Springer, Berlin.
Wever et coll., 1933—1935. *J. comp. a. cell. Physiol.*, 4, 79—93; 20, 17—20.
Welsh J. H., 1937. The chemoreceptors of certain Dipterous larvae, *Science*, 85, 430—431.
Wiechert E., 1937—1938. Zur Frage der Koordinaten des subjektiven Sehraumes der Biene, *Z. vergl. Physiol.*, 25, 453—493.
Wiesman R., 1937. Eine Orientierung der Kirschfliege, *Rhagoletis cerasi* bei der Eiablage, *Landw. Jhrb. Schweiz*, 1080-1109.
Wigglesworth V. B., 1939. The principles of insect physiology, London, Methuen.
Wigglesworth V. B., 1941. The sensory physiology of the human louse *Pediculus humanis* corporis de Geer Anoplura, *Parasitology*, 33, 67—109.
de Wilde J., 1941. On antennal movements of insects under static or optic stimuli, *Arch. Néerl. Physiol.*, 25, 277—286.
de Wilde J., 1941. Contribution to the physiology of the Johnston organ and its part on the behaviour of the *Gyrinus*, *Arch. Néerl. Physiol.*, 25, 381—400.
Wolf E., 1927. Ueber das Heimkehrvermögen der Bienen, *Z. vergl. Physiol.*, 25, 453—493
Wolf E., 1931. Sehschärfeprüfung an Bienen in Freilandversuch, *Z. vergl. Physiol.*, 14, 746—762.
Wolf E., 1934. Das Verhalten der Bienen gegen flimmernden Feldern und bewegten Objekte, *Z. vergl.*, *Physiol.*, 20, 151—161.
Wolf E., 1940. Postural reactions of insect antennae, *Biol. Bull.*, 78, 1—8.
Wolf E., Zerrahn Wolf G., 1935. The dark adaptation of the eye of the honeybee, *J. gener. Physiol.*, 19, 229—237.
Wolsky A., 1930. Optische Untersuchungen über die Bedeutung und Funktion der Insektenocellen, *Z. vergl. Physiol.*, 12, 783—787.
Wolsky A., 1931. Weitere Beiträge zum Ocellenproblem. Die optischen Verhältnisse der Ocellen der Honigbiene, *Z. vergl. Physiol.*, 14, 385—381.
Wotzel, 1933. Zur Kenntnis der Tympanalorgane der Hydrocores, *Z. wiss. Zool.*, 143, 241—262.
Wulff V. J., 1943. Correlation of photochemical events with the action potential of the retina, *J. cell. a. comp. Phys.* XXI, 319—326.
Заварзин А. А., 1912. Histologische Studien über Insekten. II. Das sensible nervensystem der *Aeschna*-larven, *Z. wiss.*, *Zool.*, 100, 245—286.
Заварзин А. А., 1912. Ueber das sensible Nervensystem der Larven von *Melolontha vulgaris*, *Z. wiss. Zool.*, 100, 447—458.
Zeiser T., 1934. Die Aufhebung der Manegebewegung durch Photomenotaxis und negative Geotaxis bei Gelbrandschwimmkäfer *Dytiscus*, *Zool. Jhrb.*, 53, 501—520.
Zerrahn G., 1934. Formdressur und Formunterscheidung bei der Honigbiene, *Z. vergl. Physiol.*, 20, 117—150.

Глава IX

РАЗМНОЖЕНИЕ. РОСТ

ЖЕНСКИЕ ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ

Яичники состоят из ряда мелких трубочек—*яйцевых трубочек*; число их варьирует от одной у некоторых живородящих двукрылых (например, *Glossina*) до 2 000 у некоторых термитов. Яйцевые трубочки представляют собой эпителиальные образования, в которых заключены развивающиеся яйца. Они состоят из *концевых нитей* (представляющих собой продолжение соединительнотканной оболочки яйцевой трубочки, прикрепляющей последнюю к стенке тела), *гермария* (в котором заключены оогонии, окруженные питающими клетками), *вителлария* (заключающего в себе ряд ооцитов и являющегося наиболее развитой частью яйцевой трубочки) и, наконец, *яйцевода*.

Различают два типа яйцевых трубочек: 1) *паноистический тип*—в трубочках отсутствуют дифференцированные питающие клетки (примитивный тип, встречающийся у поденок и у многих прямокрылых); 2) *мероистический тип*, в свою очередь подразделяющийся на два подтипа: а) *политрофический*—каждая яйцеклетка непосредственно окружена питающими клетками (уховертки, чешуекрылые, перепончатокрылые, жесткокрылые *Polyphaga*) и б) *акротрофический*—питающие клетки сосредоточены у вершины каждой яйцевой трубочки и соединяются с яйцеклетками длинной трубой (полужесткокрылые, жесткокрылые *Adephaga* и блохи).

Половые пути. Парные протоки яйцевой трубочки соединяются, образуя яйцевод, который называют также *влагалищем*; у некоторых двукрылых передняя мускулистая часть яйцевода носит название *матки*. Во влагалище открываются различные придатки: 1) канал, ведущий в *сперматеку*, или *семяприемник* (к нему нередко примыкают различные железы); 2) совокупительная сумка (иногда она отсутствует), где собирается сперма, до того как она попадает в семяприемник; 3) придаточные железы в количестве 1—2 пар. Иногда их называют клеевыми железами, так как они вырабатывают клейкое вещество.

Оогенез. Образование желтка. На гистологических препаратах хорошо видна тесная связь питающих клеток с ооцитами. В период образования желтка ооцит значительно увеличивается в размерах. Желток может быть весьма различным у насекомых разных видов, но он всегда состоит из белков, жиров и углеводов. Однако эти вещества никогда не обнаруживаются в питающих клетках, повидимому, они синтезируются самим ооцитом из веществ, поставляемых ей питающими клетками (Рис, 1932). Жировые гранулы желтка отлагаются сначала в аппарате Гольджи ооцитов (*Periplaneta*—Грессон, 1930; Нэс и Мохен, 1929; *Luciola*—Нэс и Мета, 1929). Помимо аппарата Гольджи, в вителлогенезе иногда принимают участие ядрышки (Хогбен, 1920; Нэс и Мохен, 1929; Пикок и Грессон, 1928). Белковые включения появляются в виде базофильных зернышек, расположенных по соседству с ядром, а впоследствии перемещаются к периферии клетки (Рис, 1932).

Гликоген распределен диффузно по всей цитоплазме, причем он появляется к концу вителлогенеза, в момент образования оболочки яйца (Рис, 1932).

Оболочка яйца. Уплотненный периферический слой желтка образует *желточную оболочку*; кнаружи от нее питающий эпителий выделяет вторую оболочку—*хорион*, который значительно толще и иногда снабжен ребрышками (Бидерман, 1944).

В одной точке хорион очень тонок; именно в этом месте происходит проникновение в яйцеклетку сперматозоидов. У *Muscidae* это микропиле устроено очень сложно: окружено ребрышками хориона и закрыто выступающей наружу слизистой пробкой (Пантель, 1913). У *Locusta* можно видеть до 40 каналов, пронизывающих хорион и желточную оболочку и открывающихся очень мелкими отверстиями (Рунуэлл, 1936).

Желтое тело. Когда ооцит созревает, он разрывает слой питающих клеток (фолликулярных клеток) и попадает в яйцевод. Пустой фолликул уплощается, дегенерирует и наполняется липоидами, имеющими желтую окраску, превращаясь в *желтое тело*. В отличие от желтого тела млекопитающих, оно перестает развиваться после овуляции и в конце концов исчезает. Пигмент желтого тела термитов не имеет ничего общего с лютеином желтого тела позвоночных животных (Аренс, 1935).

Механизм овуляции еще не достаточно хорошо известен. У многих насекомых, например у чешуекрылых, яйца откладываются быстро одно за другим, независимо от какого бы то ни было внешнего раздражения; у мухи *Glossina*, напротив, овуляция происходит только после осеменения. Тем не менее яичники неоплодотворенных самок в возрасте 4—5 недель могут содержать 3—4 совершенно развитых яйца (Мелленби, 1937).

Откладывание яиц. В результате перистальтических движений яйцевода яйца перемещаются к его выходу. Во время их продвижения они обволакиваются выделениями придаточных желез; эти, обычно клейкие, выделения способствуют прикреплению яиц к субстрату (чешуекрылые, полужесткокрылые). Иногда выделения желез образуют студенистую массу, полностью покрывающую яйца (водяные *Trichoptera* и *Chironomus*). У водолюбов придаточные железы преобразованы в прядильные железы, из секрета которых формируется кокон, окружающий яйца. У таракана яйца, содержащиеся в нижней части влагалища, окружены густой жидкостью, которая содержит оксалат кальция и затвердевает на воздухе, образуя оотеку (Алле, 1909). Оотека богомолов устроена сложнее, чем у тараканов; она имеет пенистую структуру (Вильямс и Бэкстон, 1916). Наконец, придаточные железы перепончатокрылых преобразуются в придатки ядовитых желез.

У паразитических перепончатокрылых существуют специальные приспособления, способствующие задержанию яйца в половых путях в течение довольно продолжительного времени, пока самка не найдет подходящего хозяина. Однако в тех случаях, когда откладка яиц невозможна, яйцо в конце концов рассасывается (Фландерс, 1941).

МУЖСКИЕ ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ

Мужские половые органы состоят из трубчатых фолликулов (семенников), число которых может быть различным; эти фолликулы образованы из эпителия, покоящегося на базальной мембране. Фолликул окружен соединительнотканной оболочкой, нередко пигментированной. Весь семенник, начиная от вершины и кончая отверстием, которым он открывается в семяпровод, заполнен мужскими половыми клетками всех стадий развития.

В вершине семенника можно обнаружить *зону сперматогониев*, где находятся первичные половые клетки, окруженные несколькими клетками мезодермального происхождения; иногда здесь же можно найти крупные апикальные клетки (чешуекрылые), способствующие питанию сперматогониев. Далее расположена *зона сперматоцитов*, где сперматогонии делятся на сперматоциты, которые окружаются клеточной оболочкой и образуют цисту. Каждая циста содержит от 64 до 256 сперматоцитов. Еще ниже лежит *зона созревания*, где каждый сперматоцит делится на 2 пресперматиды, а затем на 4 сперматиды: у большинства насекомых первое из этих делений соответствует редукционному делению, после которого мужские половые клетки содержат лишь гаплоидное число хромосом. Наконец, идет *зона преобразования*, где окончательно формируются сперматозоиды.

Сперма проникает в выводящие пути, разорвав оболочку капсулы. Сперматозоиды часто бывают соединены в пучки (сперматодесмы) студнеобразной массой, удерживающей их головки друг подле друга; эта масса нередко сохраняется вплоть до того, как сперматозоиды попадают в семяприемник самки, где они освобождаются в результате растворения соединяющей их слизи (*Chortophaga*—Пэйн, 1933). Сперматозоиды *Bombyx mori* разъединяются раньше, повидимому, под влиянием секрета придаточных желез (Омура, 1936). У большинства насекомых к моменту вылупления их из куколки сперматозоиды уже находятся в половых путях.

Семявыводящие протоки парные и иногда расширяются, образуя семенные пузырьки. Они соединяются в общий проток, переходящий в *семяизвергательный канал* эктодермального происхождения. Последний снабжен мощными мышцами и открывается в копулятивный орган. Мужская половая система снабжена различными придаточными железами.

КОПУЛЯЦИЯ

Копуляция иногда продолжается несколько часов. У самцов бабочек *Parnassius* выделяется специальный секрет, который быстро затвердевает и прочно соединяет самку с самцом. Иногда сперма выбрасывается непосредственно в семяприемник (*Lygoeus equestris*), но чаще она поступает в совокупительную сумку (чешуекрылые, прямокрылые, жесткокрылые и т. д.) или во влагалище (*Drosophila*—Нонидец, 1920). У *Mengilidae* (*Stylopidae*) копулятивный орган вводится в любое место тела самки. У *Halictophagus* самец реагирует только на тех самок, у которых имеются первичные ооциты; повидимому, самцы обнаруживают таких самок по запаху (Сильвестри, 1941). Самцы *Collembola* собирают выделяющуюся сперму ротовыми придатками, а затем вводят ее в половые пути самки. У самцов *Odonata* сперма выбрасывается в особый аппарат, расположенный у основания их брюшка, а затем через специальный вырост, или лигулу вводится во влагалище самки. Наконец, у полужесткокрылых сперма поступает в специальное впячивание, находящееся под брюшком самки; сперматозоиды достигают яйцеклеток, продвигаясь через общую полость тела (Уигглсуорз, 1936).

У чешуекрылых (Норрис, 1932—1934), многих прямокрылых (*Locustidae* и *Gryllidae*—Болдырев, 1912; *Mantidae* и *Phasmidae*—Шопар, 1934), сетчатокрылых (Дюбуа и Гейги, 1935) и жесткокрылых сперма заключена в особый мешок—*сперматофор*, образованный придаточными железами. Сперматофор обычно вводится во влагалище или в семяприемник самки, но никогда не достигает совокупительной сумки. У *Thermobia* и у других щетинохвостых он откладывается самцом во время брачного танца, после чего самка схватывает его и вводит во влагалище (Суитмэн, 1934; Уигглсуорз).

У чешуекрылых сперматофор представляет собой округлый мешок с узкой шейкой, заканчивающейся двумя дивертикулами, которые в

точности соответствуют устьям семяизвергательных каналов самца. Вблизи этих дивертикулов расположено отверстие сперматофора. Формирование сперматофора занимает 1,0—1,5 часа у *Plodia* и 3—4 часа у *Ephestia*. У *Plodia* в течение первых 15 мин. копуляции секрет нижних участков каналов самца, снабженных многочисленными железами, скопляется в сумке самки и затвердевает; затем секрет среднего участка каналов выливается в семяизвергательные каналы и их дивертикулы, образуя шейку и отростки приемника; наконец, секрет верхнего участка блокирует в половых путях самки весь этот аппарат, растянутый спермой и выделениями придаточных желез. Сперматофор всегда ориентирован так, что его отверстие оказывается направленным к входу в канал семяприемника. В конце концов, шейка сперматофора сокращается, и он выходит из семяизвергательного канала (Норрис, 1932—1934). У некоторых чешуекрылых в совокупительную сумку может откладываться несколько (до 9) сперматофоров (Эйдман, 1929).

У *Oecanthus* образование сперматофора происходит совершенно иначе. Прежде всего преддверие половых органов самца расширяется в результате притока спермы и секрет придаточных желез образует вокруг него гребешок. Еще мягкая масса проталкивается в результате перистальтических движений через канал копулятивного органа, принимая шаровидную форму: концевые нити и боковые пластинки образуются из быстро затвердевающего секрета, изливающегося в канал копулятивного органа (Хохорст, 1936).

Сперматофор прикрепляется к телу самки с помощью боковых пластинок, а иногда секретом придаточных желез самца; во влагалище вводится только шейка сперматофора. Кастрированные самцы сверчка (*Gryllus*) сохраняют способность вводить самкам пустые сперматофоры, образующиеся подобным же образом (Реген, 1910; Уигглсуорз).

Сперма выходит из сперматофора вскоре же после его введения самке. У плавунцов освобождение спермы можно облегчить надавливанием на задние сегменты брюшка, но при этом не происходит полного опорожнения сперматофора (Блунк, 1911). Предполагается, что у чешуекрылых выделение спермы из сперматофора обусловлено сокращениями совокупительной сумки (Эйдман, 1929; Норрис, 1932—1934). У прямокрылых выделение спермы стимулируется каким-то иным путем, так как бо́льшая часть сперматофора находится вне тела самки. У *Liogryllus* стенка сперматофора очень толста и состоит из трех слоев, причем наружный и внутренний слои очень тонки; кроме того, внутри сперматофора содержится студнеобразная масса, оставляющая очень мало места для спермы. Некоторые авторы предполагают, что эта масса набухает, заимствуя воду из среднего слоя стенки сперматофора, и таким образом выталкивает сперматозоиды наружу (Реген, 1924). У *Oecanthus* эти явления продолжаются не более 15 мин., в течение которых самка слизывает секрет, выделяющийся на заднегруди самца. По истечении этого времени она поедает пустой сперматофор (Хохорст, 1936). Поедание сперматофора представляет собой обычное явление среди *Tettigoniidae* (Уигглсуорз).

ПОСТУПЛЕНИЕ СПЕРМАТОЗОИДОВ В СЕМЯПРИЕМНИК

Обычно считают, что переход сперматозоидов в семяприемник происходит чисто механическим путем, в результате мышечных сокращений. Так, у маток пчел существует особая кольцевая мышца, охватывающая канал семяприемника, и некоторые авторы полагают, что она играет роль нагнетательного насоса во время осеменения и перенесения спермы в семяприемник (Адам, 1912; Бресслау, 1906). У чешуекрылых сперма из *совокупительной сумки* поступает в яйцевод, а затем по более тонкому каналу — в семяприемник. Высказывалось предположение, что это продвижение спермы обусловлено мышечным сокращением, сжимающим совокупительную

сумку и вызывающим всасывание спермы семяприемником. Совокупительная сумка полностью освобождается от сперматозоидов за 1—3 дня (Эйдман, 1929; Норрис, 1932—1934).

Однако другие авторы считают, что перемещение спермы происходит вследствие подвижности сперматозоидов и вызывается химическими раздражениями (Хебердей, 1931). У тутового шелкопряда для активации сперматозоида достаточно секрета простатических желез (активное начало этого секрета растворимо в воде и до некоторого предела термостабильно); в выводных путях сперматозоиды остаются неподвижными до поступления секрета простаты (Омура, 1938). У дрозофилы сперматозоиды, введенные в матку, остаются неподвижными в течение 2—3 мин. Активация их, повидимому, вызывается секретом придаточных желез; они движутся по направлению к двум сперматекам и вентральному дивертикулу, который служит семяприемником (Нонидец, 1920). У *Lygaeus* раздражающий секрет, очевидно, выделяется одноклеточными железами стенки семяприемника (Людвиг, 1926), а у жесткокрылых (Риттергауз, 1927) и чешуекрылых (Хебердей, 1931)—железой семяприемника. Однако экспериментальных подтверждений этого не имеется (Уигглсуорз).

У клопов *Cimex* передвижение спермы происходит, начиная с вентрального кармана—органа Рибага; оттуда сперма проходит через особую ткань—орган Берлезе, который, повидимому, выделяет в это время особый гормон (Крэгг, 1920). Прохождение спермы занимает 2—3 часа; она достигает яйцеводов через 2—10 час. (Уигглсуорз).

ПРОНИКНОВЕНИЕ СПЕРМАТОЗОИДОВ В ЯЙЦО

Проникновение сперматозоидов в яйцо может произойти спустя довольно продолжительное время после копуляции, но обычно оно совершается непосредственно перед откладыванием яиц. В тот момент, когда яйцо проходит в канал семяприемника, из последнего выходит несколько сперматозоидов, которые оплодотворяют яйцо. Иногда микропиле расположено на стороне, противоположной устью канала; в таких случаях образуются различные приспособления, служащие для того, чтобы привести яйцо в соответствующее положение (*Periplaneta*—Девитц, 1885; *Plodia* и *Ephestia*—Норрис, 1932—1934; *Drosophila*—Нонидец, 1920; *Formica*—Адам, 1912). В момент прохождения яйца сперматека сжимается вследствие сокращения специальной мышцы или рефлекторного повышения давления гемолимфы (Хебердей, 1935). У маток пчел откладка яиц происходит, повидимому, произвольно, причем яйца, несомненно, могут быть отложены независимо от того, оплодотворены они или нет. Проникновение сперматозоида через микропиле, вероятно, обусловлено хемиотропизмом (Вебер, 1930). Иногда яйцо оплодотворяется в яйцевой трубочке еще до образования хориона, когда его размеры еще очень невелики (*Cimex* и живородящие *Chrysomeliidae*—Ретфельд, 1924; *Hesperoctenes*—Хаган, 1931; Уигглсуорз).

Повидимому у всех насекомых наблюдается *полиспермия*. Все сперматозоиды, проникшие в яйцо, дегенерируют, за исключением одного; несколько сперматозоидов сохраняется только в тех случаях, когда яйцо содержит несколько пронуклеусов (двуядерные яйца чешуекрылых или наездника *Habrobracon*). В некоторых случаях избыток сперматозоидов серьезно нарушает ход последующих делений и дальнейшее развитие зародыша (Уигглсуорз).

В большинстве случаев самки копулируют лишь один раз, и полученной спермы, сохраняющей в семяприемнике жизнеспособность в течение нескольких месяцев, оказывается более чем достаточно для оплодотворения многократно откладываемых яиц (Эйдман, 1929). Самки мухи *Glossina*

копулируют лишь один раз через 5—10 дней после вылета, а откладывают оплодотворенные яйца спустя 6 месяцев. То же самое наблюдается у клопов *Rhodnius* и *Triatoma*, хотя иногда яйца, отложенные к концу жизни самки, бывают стерильными; однако сперма, находящаяся в семяприемнике самки, всегда оказывается живой и, повидимому, нормальной.

Вместе с тем у насекомых других видов наблюдается противоположное явление; если сперма не используется немедленно, она дегенерирует и реабсорбируется тканями самки. Так, у клопа *Cimex* спермы, полученной во время одного спаривания, хватает лишь на 4—5 недель; сперматозоиды абсорбируются клетками органа Берлезе, фагоцитами гемолимфы или же разрушаются внутри семяприемника в результате деятельности специального органа (Абрагам, 1934). У клопа *Graphosoma lineatum* избыток спермы сохраняется в особом отделе сперматеки и в конце концов растворяется в секрете придаточных желез (Хандлирш, 1900). Согласно Берлезе, продукты переваривания реабсорбированной спермы играют большую роль в питании самки; этот автор отмечает, что у *Cimex*, которые часто копулируют, общее количество спермы по объему равно $^1/_3$ откладываемых яиц (Крэгг, 1923). Однако Мелленби (1939) отрицает питательное значение спермы.

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ПЛОДОВИТОСТЬ

ТЕМПЕРАТУРА

Скорость откладки яиц, как и общий обмен, изменяется в зависимости от температуры; эту зависимость можно выразить в виде кривой, которая, достигнув оптимальной точки, резко падает (Вебер, 1931). Однако *температурные границы*, в пределах которых возможно размножение, нередко оказываются крайне узкими. У самок саранчи *Locusta migratoria* яйца не созревают, если дневная и ночная температура колеблется между 30 и 20° (Поспелов, 1926). Блохи не откладывают яиц при температуре ниже 25° (Сикора, 1915), а комары *Anopheles*—при температуре ниже 12° (Майер, 1926). Повидимому, самцы более чувствительны к колебаниям температуры, чем самки. Самки хальциды *Euchalcidius caryobori*, содержавшиеся в течение 10 дней при температуре 16°, еще способны отложить некоторое число нормальных яиц, а большинство самцов (70%) при этой температуре оказываются стерильными (Ханна, 1935). Среди дрозофил, содержавшихся при 32°, оказались стериальными 50% самок и 96% самцов; при этом самцы способны к копуляции, но сперма у них не выделяется и, в конце концов, дегенерирует. Если этих насекомых содержать при температуре 24°, то их оплодотворяющая способность восстанавливается (Юнг и Плоуф, 1926). Если куколок амбарной огневки (*Ephestia kühniella*) содержать при температуре ниже 27°, то сперматогенез задерживается и большое число сперматозоидов дегенерирует (Норрис, 1934; Райчоудури, 1936).

ВЛАЖНОСТЬ

Влажность оказывает влияние скорее на среднее число отложенных яиц, чем на длительность периода откладки. Очень близкие виды насекомых могут резко отличаться по своей потребности во влажности; у *Locusta migratoria* откладка яиц останавливается при влажности ниже 25%, а у *Schistocerca gregaria* —при влажности ниже 30%. Наибольшее число оотек откладывается (при одинаковой температуре) у *Locusta* при влажности 60—75%, а у *Schistocerca*—при 50—60%. Среди жесткокрылых также можно отметить резкие различия в этом отношении. Самки *Tribolium confusum*, которых содержат в сухом воздухе и кормят мукой, высушенной при 100°, откла-

дывают в среднем по 3,13 яйца каждая. Если же их кормят мукой, имеющей 65% влажности, они откладывают по 5,6 яйца. Кожееды (*Dermestes*) должны иметь возможность утолять жажду, для того чтобы откладка яиц протекала у них нормально. Если содержать самок при влажности 73% и кормить их рыбой, то они откладывают в среднем по 30,4 яйца; другие самки, которых содержали при тех же условиях, но при этом снабжали питьем, откладывали по 567 яиц. Хрущак *Tenebrio* не нуждается в питье, но при влажности 20% самка откладывает в среднем лишь 4 яйца, а при 65%—102,4 (Дик, 1937). У зерновки *Bruchus obtectus* при влажности ниже 26% откладка яиц прекращается; повидимому, низкая абсолютная влажность препятствует проникновению личинок ранних стадий развития в бобы. У долгоносика *Calandra granaria* откладка яиц зависит скорее от дефицита абсолютной влажности, чем от относительной влажности; при всех температурах недостаток оптимума абсолютной влажности лежит при 7,4 *мм* рт. ст. Однако если основываться не на дефиците влажности, а на относительной влажности, то оптимальными являются 60% при температуре 20° и 75%—при температуре 27,5°. При всех этих температурах число откладываемых яиц изменяется обратно пропорционально дефициту абсолютной влажности, однако нам не известно, что происходит при влажности выше 80% (Истхэм и Мак-Кэлли, 1943). У куколок сатурний *Tropaea luna* и *Samia walkeri* откладка яиц зависит от влажности (причем взрослые особи не принимают пищи). Взрослые особи, развившиеся из куколок, содержавшихся при влажности 56—100% и температуре 25°, откладывают нормальное число яиц, а особи, вышедшие из куколок, содержавшихся при более низкой абсолютной влажности, откладывают значительно меньшее число яиц (в среднем по 51,2, вместо обычных 183,9). Следует отметить, что яичники содержат при этом нормальное число яиц, так что понижение влажности, повидимому, действует главным образом на механизм их откладки.

ПИТАНИЕ ВЗРОСЛЫХ ОСОБЕЙ

Питание самца мало отражается на его плодовитости. Тем не менее самцы хищнеца *Rhodnius* менее плодовиты, если они голодали, находясь во взрослом состоянии (Бэкстон, 1930); при спаривании хорошо питающихся самок клопа *Cimex* с истощенными самцами каждая самка откладывает в среднем 45 нормальных и 12 стерильных яиц, тогда как обычно она откладывает 153 нормальных и 42 стерильных яйца (Крэгг, 1923).

Вместе с тем *условия питания оказывают очень сильное влияние на процесс оогенеза*. В этом отношении отряд чешуекрылых можно разбить на четыре группы.

1. Насекомые, совершенно не принимающие пищи вследствие атрофии ротовых придатков (*Lymantriidae*, *Bombycidae* и некоторые представители других семейств). К моменту вылета бабочки из куколки все яйца в яичниках зрелые и других яиц в них не образуется.

2. Насекомые, обладающие нормальными или почти нормальными ротовыми частями, способные поглощать сахаристые вещества и воду, но не нуждающиеся ни в том, ни в другом. Хотя эта группа выделена на основании скорее теоретических умозаключений, чем экспериментальных данных (Норрис, 1932—1934), тем не менее, должны существовать виды, принадлежащие к ней, например амбарная огневка (*Ephestia kühniella*), ротовые придатки которой позволяют ей принимать пищу. Однако прием пищи оказывает очень незначительное действие на плодовитость и продолжительность жизни этой бабочки; многочисленные яйца, находящиеся в яичниках самки, полностью созревают к моменту ее вылета из куколки (Эйдман, 1924). У лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*) и кукурузного мотылька (*Pyrausta*

nubilalis) голодание лишь очень незначительно понижает число откладываемых яиц (Кожанчиков, 1938).

3. Насекомые, нуждающиеся в воде, но не в сахаристых веществах. Например, *Polychrosis botrana*, *Clysia ambiguella* и *Cydia molesta* способны откладывать яйца лишь в том случае, если в изобилии снабжаются водой. У *Ephestia cautella*, *Sisotroga cerealella* и *Crambus teretellus* отсутствие воды вызывает уменьшение вдвое как плодовитости, так и продолжительности жизни; некоторые яйца полностью созревают к моменту вылета бабочки, однако впоследствии их количество увеличивается вдвое или втрое (Эйдман, 1924).

4. Насекомые, нуждающиеся и в воде и в сахаристых веществах. К этой группе относится, очевидно, большинство чешуекрылых, ведущих дневной образ жизни и являющихся потребителями нектара. Несмотря на то, что многие авторы отмечают благоприятное действие подсахаренной воды на плодовитость насекомых, мы не можем считать это установленным, так как никто из этих авторов не сопоставлял действие подсахаренной и чистой воды. К моменту вылета бабочки в ее яичниках нет ни одного зрелого яйца. Если кормить самку *Agrotis segetum* 40-процентным раствором глюкозы, все отложенные ею яйца оказываются фертильными; если же ее кормить 5-процентным раствором глюкозы, то 40—50% яиц оказываются стерильными. При голодании самки откладывают очень мало яиц и все их потомство погибает до вылета.

Двукрылые. В отличие от чешуекрылых, у которых все необходимые для овогенеза белки накопляются в теле гусеницы, взрослые двукрылые нуждаются не только в сахаре и воде, но также и в белках (Глезер, 1923; Рубо, 1922). Самкам мухи *Lucilia* также необходимо перед откладкой яиц хотя бы один раз принять белковую пищу, тогда как самцы и при отсутствии ее могут достигнуть половой зрелости (Эванс, 1935; Маккеррас, 1933). У многих комаров число откладываемых яиц зависит от обилия пищи.

В яичнике комара *Culex pipiens*, получившего 3 *мг* человеческой крови, развивается только 121 яйцо, тогда как после поглощения такого же количества птичьей крови в нем развивается 255 яиц. Причина этих различий неизвестна (Уоке, 1937). Самки слепней (*Tabanidae*) питаются нектаром и тлями[1] и сосут кровь лишь перед откладкой яиц, так как это необходимо для созревания последних. У *Tabanus autumnalis* откладка яиц может повториться 5—6 раз кряду, если перед каждым разом самка напьется крови; у *Chrysops relictus* при тех же условиях яйца откладываются 3 раза подряд. В естественных условиях на домашних животных нападают только самки с неразвитыми фолликулами, т. е. недавно отложившие яйца (Олсуфьев, 1940).

Полужесткокрылые. У многих кровососущих насекомых (*Rhodnius* и *Cimex*) число откладываемых яиц зависит от обилия пищи (Уоке, 1937). Число яиц, откладываемых девственными самками человеческой вши, *Pediculus humanus*[2], также тесно связано с условиями питания (Хэддоу, 1941).

Жесткокрылые. Если самки *Bruchus quadrimaculatus* получают воды вволю, число откладываемых ими яиц увеличивается на 30% по сравнению

---

[1] Самки и самцы слепней в природных условиях питаются сладкими растительными соками. Хайн наблюдал, что слепень *Tabanus sulcifrons* сосет на хвойных деревьях капельки росы, в которых растворены сладкие выделения тлей. Н. Олсуфьев (1940) считает основной пищей слепней именно эти выделения тлей, листоблошек и других насекомых; самих тлей слепни не трогают.—*Прим. ред.*

[2] Вши относятся не к полужесткокрылым, а к отряду *Anoplura*.—*Прим. ред.*

с кладкой голодающих насекомых; подсахаренная вода увеличивает кладку на 50% (Брайтенбехер, 1918). *Leptinotarsa decemlineata* откладывает яйца только на молодые листья картофеля. Если насекомое питается старыми листьями, то число откладываемых яиц значительно уменьшается; это объясняется отсутствием в увядших листьях лецитинов, обильно содержащихся в свежих листьях (Гризон, 1948).

Перепончатокрылые. Классическим объяснением стерильности рабочих термитов, пчел и ос является их частичное голодание («пищевая кастрация»). Высказывается мнение, что после изгнания матки у ос *Vespa* половина рабочих особей становится плодовитой вследствие того, что им не приходится больше кормить молодь и они сохраняют для себя свой питательный секрет, выделение которого их изнуряло (Маршаль, 1910). Однако эти заманчивые гипотезы следовало бы проверить.

ПИТАНИЕ ЛИЧИНКИ

Мы уже отмечали, что у чешуекрылых питание гусеницы оказывает значительное влияние на овогенез бабочки, так как запасы белка в яйце накопляются исключительно за счет питания личинки. Недостаточное питание гусениц платяной моли *Tineola* (Томсен, 1927) и личинок *Drosophila* (Алпатов, 1932) уменьшает число яиц, откладываемых взрослой самкой. Точно так же плодовитость *Ephestia* сильно понижается, если ее личинок кормить только хорошо просеянной белой мукой; однако жизнеспособность откладываемых яиц остается неизменной (Норрис, 1932—1934). У некоторых рас комара *Culex pipiens* голодающая самка способна откладывать яйца в том случае, если на личиночной стадии она получала в изобилии белки, но не лишается этой способности, если она питалась в основном углеводами, получая лишь незначительное количество белков. Наконец, у комаров с атрофированными ротовыми придатками (*Chaeoborus* и *Mochlonyx*) или питающихся только нектаром (*Megarhinus*) личинки являются хищниками; что и обеспечивает им накопление запасов белка (Гехт, 1933).

ОСЕМЕНЕНИЕ

В некоторых случаях осеменение не оказывает никакого влияния на плодовитость насекомого; например, у *Haematopinus* откладка яиц происходит спустя 3 дня после последней линьки, независимо от того, совершилась ли копуляция (Флоренс, 1921). Однако этот случай представляет собой, повидимому, исключение; у клопов *Cimex* до осеменения яйца не развиваются, а у *Drosophila* копуляция в значительной мере стимулирует оогенез. Девственные самки *Acridinae* (Кинг и Слифер, 1934) и мух (Глезер, 1923) откладывают меньше яиц, чем копулировавшие самки. Во всяком случае, в результате копуляции изменяется весь метаболизм насекомого. У некопулировавших самок комара *Anopheles subpictus*, после того как они напьются крови, наблюдается лишь слабое развитие фолликулов, тогда как после копуляции (при тех же условиях) происходит полное развитие яиц. Повидимому, рост яичников зависит от какого-то гормона, выделяемого сперматозоидами (Рой, 1940).

Нередко осеменение стимулирует не развитие яиц, а их откладку. У девственных самок чешуекрылых образуется такое же число яиц, как и у копулировавших, но они откладывают лишь одну треть этих яиц (Эйдман, 1929). То же самое наблюдается у платяной моли *Tineola* (Титшак, 1926) и у *Lucilia* (Маккеррас, 1933). Самки огневки *Ephestia*, копулировавшие с самцом, кастрированным действием высокой температуры, откладывают очень мало

яиц; бо́льшая их часть остается в яичниках (Норрис, 1932—1934). У мухи цеце (*Glossina*), как отмечалось выше, осеменение как бы пускает в ход процесс овогенеза; однако точная природа действующих при этом стимулов нам неизвестна. У *Lymantria* после копуляции с кастрированным самцом происходит неполная откладка яиц, однако совокупительная сумка растягивается пустым сперматофором так же, как и при нормальной копуляции. Возможно, что сперматозоиды стимулируют секрецию придаточных желез полового аппарата, или, быть может, движения хвостиков сперматозоидов вызывают тактильное раздражение, передающееся в центральную нервную систему (Клатт, 1920). Наконец, для полного развития половых желез, как это ни странно, повидимому, необходим еще один фактор—целостность дыхалец, так как при замазывании дыхалец одной стороны тела повреждаются железы этой стороны (Накасон, 1939).

У партеногенетически размножающихся *Phasmida* время от времени появляются самцы, способные к копуляции. Было высказано предположение, что копуляция обусловливает омоложение вида, как это происходит у инфузорий. Но, так же как и для инфузорий, эта теория оказалась неверной; фактически сперматогенез у этих самцов носит весьма неправильный и аномальный характер; если же изолировать партеногенетических самок и хорошо их кормить, то они дают столь же здоровое и даже еще более крупное потомство, как и копулировавшие самки (де Байон и Више, 1939).

ЭНДОКРИННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

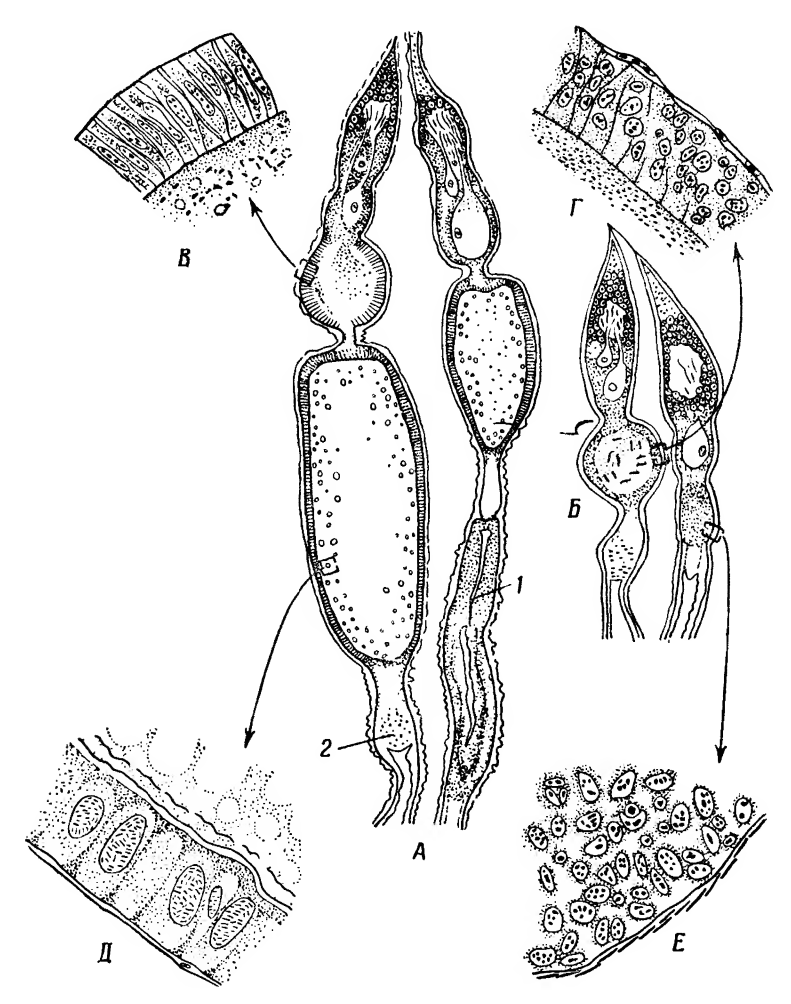
Corpora allata осуществляют *регуляцию оогенеза*. Это доказано многочисленными опытами над насекомыми различных отрядов.

Полужесткокрылые. У хищнеца *Rhodnius* во время овогенеза наблюдается возобновление активности клеток corpora allata (рис. 69). Если обезглавить насекомое, то яйца не развиваются; если же удалить мозг, сохранив corpora allata, то развитие яиц возможно. При введении гемолимфы нормальной самки самке с удаленными corpora allata, у последней начинается оогенез. Повидимому, наличие этих образований необходимо также и самцам *Rhodnius* для нормального функционирования придаточных желез полового аппарата; введение гемолимфы нормального самца обезглавленной самке также вызывает у последней овогенез (Уигглсуорз, 1936).

Жесткокрылые. Имагинальная диапауза у плавунцов происходит вследствие дегенерации яйцеклеток, достигших определенной стадии развития. Таким образом, во время этого процесса откладка яиц происходить не может, несмотря на то, что в яичнике непрерывно образуются все новые и новые яйца. Однако при пересадке corpora allata яйца минуют критический период и диапауза прерывается. Поскольку удаление corpora cardiaca всегда сопровождается дегенерацией corpora allata, возможно, что первые оказывают воздействие на яичники через посредство вторых (Жоли, 1945).

Двукрылые. Согласно Фогту (1942) кольцевая железа личинок двукрылых (в одной своей части гомологичная corpora allata), повидимому, выделяет какой-то гонадотропный гормон. Этот гормон обнаружен у мушек *Drosophila melanogaster*, *D. funebris*, *D. pseudoobscura* и *D. virilis*. Если яичник самки одного из этих видов пересадить в брюшную полость самки другого вида, то он не развивается; развитие пересаженного яичника происходит лишь в том случае, если мушке одновременно с яичником будут пересажены мозг и кольцевая железа, взятые у особи того же вида. Однако межвидовые гормональные различия носят скорее количественный, чем качественный

характер; количество гормона возрастает в следующем порядке: *Drosophila melanogaster*, *D. pseudoobscura*, *D. funebris* и *D. virilis*. Между видами *D. melanogaster* и *D. simulans* никаких различий в отношении гормона не наблюдается. Повидимому, яичник также тормозит развитие части железы,



Р и с. 69. Влияние corpora allata на развитие личинок *Rhodnius*.

А—яичник во время максимальной активности: *1*—пустой фолликул после выхода ооцита; *2*—желтое тело, образующееся при дегенерации фолликула. *Б*—яичник самки, обезглавленной через 1 месяц после принятия пищи (ооциты погибают и всасываются фолликулярными клетками). *В*—нормальный фолликулярный эпителий. *Г*—фолликулярный эпителий во время последних стадий развития ооцита. *Д*—дегенерация фолликулярного эпителия. *Е*—автолиз фолликула (остатки фолликулярных клеток и ооцитов). (Из Уигглсуорза, 1937.)

которая соответствует corpora allata. Однако пересадка только этой части кольцевой железы вызывает у взрослых мушек развитие пересаженных яичников (Фогт, 1943). С другой стороны, удаление яичников у очень молодых имаго *Musca*, *Calliphora* или *Lucilia* вызывает гипертрофию corpora allata (Томсен, 1940); развитие яичников (особенно образование запасов желтка) и придаточных желез регулируется corpora allata. После удаления этих тел придаточные железы самцов не способны к дальнейшему развитию, однако на семенники эта операция не оказывает влияния (Томсен, 1940; Дэй, 1943).

У мух *Lucilia sericata* и *Sarcophaga securifera* кольцевая железа, повидимому, не вырабатывает гонадотропного гормона в собственном смысле этого слова; по всей вероятности, она действует косвенно, воздействуя на какой-либо гормон, связанный с общим обменом, возможно, через посредство эноцитов (Дэй, 1943). У живородящего овечьего рунца (*Melophagus ovinus*) corpora allata атрофированы, что, повидимому, связано с живорождением. Следует отметить, что первая стадия развития яичника (до отложения желтка) не зависит от наличия corpora allata. Напротив, весьма вероятно, что на начальную стадию развития яичников оказывает влияние corpora cardiaca (Томсен, 1940).

Перепончатокрылые. Мы не располагаем какими-либо данными относительно эндокринной функции половых желез перепончатокрылых. У шмелей *Bombus*, зараженных нематодой *Sphaerularia*, наблюдается уменьшение размеров corpora allata, которые обычно в течение зимы увеличиваются. Это торможение роста нельзя приписать влиянию яичников (мы уже отмечали наличие взаимодействия между яичниками и corpora allata у других насекомых), так как зимой яичники фактически не функционируют. Однако и в дальнейшем яичники инвазированных самок оказываются стерильными, что свидетельствует о наличии прямой или косвенной зависимости между развитием яичника и нормальным состоянием corpora allata (Пальм, 1948).

Чешуекрылые. У тутового шелкопряда (*Bombyx mori*) и других чешуекрылых яйца могут развиваться и после удаления corpora allata (Буньоль, 1936).

Прямокрылые. Личинки палочника *Carausius* 2-й и 3-й стадий развития, лишенные corpora allata, преждевременно превращаются в имаго, способные образовать несколько яиц (Пфлугфельдер, 1937). У таракана *Blattella germanica* проницаемость ооцитов, повидимому, регулируется секретом жирового тела; рост ооцитов тормозится во время формирования оотеки, повидимому, под действием гормона желтого тела. Яичник личинки *Blattella* отличается от яичника взрослой самки тем, что в первом оболочка оогония непроницаема для солей или перекиси водорода и стенки клеток, находящихся между ооцитами, непроницаемы для прижизненных красителей и перекиси водорода. При погружении незрелого яичника в гемолимфу взрослой особи он приобретает проницаемость, свойственную яичнику последней (обратная процедура не оказывает влияния). То же самое происходит при погружении незрелых яичников в таурохолат натрия и сапонин, т. е. в вещества, в очень разбавленных растворах уменьшающие поверхностное натяжение при введении in vitro или даже с пищей. Экстракт *гипофиза* (пролан В без пролана А) дает такие же результаты. Возврат зрелого яичника в незрелое состояние можно вызвать веществами, увеличивающими поверхностное натяжение (холестерин, тироксин, питуитрин и пролан А). Гормон, обусловливающий проницаемость ткани яичника, локализован в жировом теле. Во время ношения оотеки у самок тараканов *Blattella* и *Blatta* яичник остается в инфантильном состоянии; если яичник самок без оотек погрузить в гемолимфу самок, несущих оотеку, то наблюдается временная его регрессия. Гормон, вызывающий инфантильное состояние яичника, повидимому, выделяется желтым телом. Экстракт гипофиза изменяет также проницаемость яичников у саранчи *Locusta migratoria* и стрекозы *Aeschna*, причем у насекомых этих видов гормон, повидимому, одинаков (Иванов и Мещерская, 1935). Однако эти данные требуют проверки, так как в литературе не имеется сообщений о действии

гормонов позвоночных на насекомых, несмотря на многочисленные попытки такого рода. Кроме того, изменение проницаемости не является достаточным надежным тестом, так как его значение и его подлинная роль сомнительны.

Возникает вопрос, не является ли «ювенильный» гормон, выделяемый corpora allata, тем же самым гормоном, который вызывает изменения в яйцеводах и в овариальном цикле. Некоторые авторы полагали, что эти процессы определяются двумя разными гормонами, так как при удерживании насекомых в личиночной фазе развития путем пересадки им corpora allata подавлялось развитие яичников (*Dixippus*, *Rhodnius* и *Melanoplus*). Во всяком случае, пересадка corpora allata взрослых особей *Melanoplus* нимфам того же вида тормозила их метаморфоз; это доказывает, что corpora allata взрослых особей все еще выделяют «ювенильный» гормон. Другое подтверждение получено на *Rhodnius*; пересадка corpus allatum взрослой особи личинке 5-й стадии вызвала развитие гигантской личинки; секрет corpus allatum личинки 4-й стадии вызывает оогенез у взрослой обезглавленной самки (Уигглсуорз, 1947). У *Carausius* наблюдается обратное явление: удаление corpora allata вызывает оогенез, а пересадка их подавляет этот процесс.

Допустив, что половой гормон и «ювенильный» гормон идентичны, пришлось бы признать также, что *реактивность тканей личинок и взрослых особей различна*, если даже не противоположна. В самом деле, пересадка личинкам *Carausius* поздних стадий развития нескольких corpora allata личинок более ранних стадий останавливает развитие яичников; следовательно, характер реакции тканей насекомого до и после метаморфоза различен.

У гусеницы тутового шелкопряда 6-й стадии удаление corpora allata не препятствует метаморфозу; то же самое обнаружено и у *Carausius*. Действие «ювенильного» гормона на половые пути у нимф, повидимому, подавляется или уравновешивается гормоном линьки, выделяемым дорзальным участком мозга или, возможно (у *Melanoplus*), corpora cardiaca. Малые количества этого гормона, вероятно, могут активизировать corpora allata, тогда как более массивные дозы могут подавить деятельность последних (Уид-Пфейффер, 1945).

Но каким же путем действует «ювенильный» гормон? Повидимому, путем изменения общего обмена веществ. В самом деле, у самок *Melanoplus*, как кастрированных, так и нормальных, значительно возрастает содержание воды и сухих веществ; в жировом теле скопляются запасы жиров и белков. Эти опыты доказывают, что наличие яичника не играет никакой роли в этих явлениях. Однако у самок, лишенных corpora allata, происходит сильное увеличение объема гемолимфы, которая, заполняясь запасными веществами, растягивает брюшко насекомого; метаболизм последнего, повидимому, серьезно нарушается. Таким образом, corpora allata, вероятно, играют существенную роль в подготовке веществ, впоследствии входящих в состав желтка. Следовательно, не исключена возможность того, что гормон оказывает непосредственное действие на ооциты, подготовляя их к отложению запасных веществ; однако это еще не доказано (Уид-Пфейффер, 1945).

Как у самцов, так и у самок corpora allata, видимо, не оказывают никакого влияния на деление половых клеток. В частности, у самок плавунца эти тела, повидимому, обеспечивают более *продолжительный рост* ооцитов. Кроме того, так как у многих насекомых митозы происходят лишь во время линьки или метаморфоза, а в промежутках между ними клетки только увеличиваются в размерах, но не делятся, можно предположить, что гормон, выделяемый corpora allata, способствует продлению роста клеток, тогда как гормон линьки вызывает их деление (Жоли, 1947).

Быстрое развитие яичников и появление способности к откладке яиц у пчел рабочих после исчезновения в улье матки приписывали действию витамина Е, который до этого момента при помощи какого-то неизвестного механизма был блокирован присутствием матки. Однако ни скармливание, ни инъекции этого витамина не вызывали развития яичников у пчел рабочих, имевших матку. Повидимому, задержка развития обусловлена в действительности каким-то совершенно иным процессом (Гесс, 1942).

РЕЗОРБЦИЯ ООЦИТОВ

У самок хищнеца *Rhodnius*, истощенных или лишенных corpora allata, ооциты развиваются сначала нормально, но затем быстро погибают. В этих случаях фолликулярные клетки делятся путем амитоза, а затем резорбируются, образуя своего рода желтое тело, аналогичное нормальному желтому телу (Уигглсуорз, 1936). Такое же явление можно наблюдать в яичниках рабочих особей многих перепончатокрылых; у рабочих муравьев *Formica rufa* и *Camponotus ligniperdus* до начала образования желтка яйца развиваются так же, как и у матки, а затем резорбируются (Вейер, 1928); подобный процесс иногда можно видеть даже у маток. Такая дегенерация обычна, и ей подвергается определенный процент ооцитов (Никольсон, 1921). Неизвестно, что вызывает этот процесс, может быть, недостаточность секреции corpora allata, во всяком случае, пересадка corpora allata пчел и ос особям *Polistes* вызывает у последних преждевременное развитие гонад (Деларанс, 1949).

ЗИМОВКА И ДИАПАУЗА

Наряду с имагинальными диапаузами существуют и диапаузы в развитии яичников; при истинной диапаузе задержка в развитии сохраняется даже при наличии самых благоприятных условий для развития. Мы упоминали о диапаузе в развитии гонад у плавунцов; она не прерывается ни помещением плавунцов в теплую среду, ни обильным их питанием и прекращается только при пересадке corpora allata (Жоли, 1945). Однако диапауза может прерваться, если условия среды станут менее благоприятными; у *Carabus coriaceus* и *Leistus* диапауза заканчивается лишь к концу лета или осенью (ван Эмден, 1933).

Осенью комары становятся неактивными, и если им дают напиться крови, то их гонады не развиваются, как это бывает в нормальных условиях, тогда как жировое тело заметно увеличивается (Свелленгребель, 1929). Эти явления наблюдаются также у *Anopheles maculipennis* var. *messeae* (Беклемишев, 1934); однако у *Culex pipiens* развитие яичников возобновляется при содержании их при температуре 26° и хорошем питании (Гехт, 1933), а у *Anopheles maculipennis* var. *atroparvus* при этих условиях диапауза прерывается лишь у некоторых особей, тогда как у других наблюдается только развитие жирового тела (гонадотрофная диссоциация), как у *A. messeae*.

ОСОБЫЕ ФОРМЫ РАЗМНОЖЕНИЯ

Мы очень бегло коснемся этого вопроса, относящегося, по нашему мнению, скорее к области общей биологии. Подробное описание особых форм размножения можно найти в работах Уигглсуорза.

Полиэмбриония. Маршаль (1910) обнаружил у многих паразитических перепончатокрылых весьма своеобразное бесполое размножение, состоящее в том, что яйцо в процессе своего развития делится и дает начало большому

числу зародышей (*Chalcididae*, *Proctotrypidae*, *Vespidae*, *Braconidae* и *Ichneumonidae*). Это явление особенно детально исследовано на *Platygaster hiemalis*. После созревания яйца два направительных тельца сливаются в одно ядро, которое делится амитотически, образуя паренуклеарную массу. Эта масса окружает зародыши, составляя так называемый *трофамнион*, обеспечивающий питание зародыша. Когда яйцо разделилось на 4 клетки, оно может дать начало четырем новым зародышам; трофамнион также делится на четыре части и окружает зародыши; в других случаях яйцо не расщепляется и развивается лишь один зародыш (Лейби и Хилл, 1923). Численность потомства, образовавшегося путем полиэмбрионии из одного яйца, иногда достигает 2 000 (*Litomastix truncatellus* паразит *Plusia gamma*—Сильвестри, 1904).

Живорождение. У насекомых можно обнаружить все формы живорождения и наблюдать переходы к более тесной связи зародыша с материнским организмом.

1. Яйца начинают делиться в момент их откладки (клопы *Cimex*—Абрагам, 1934; Крэгг, 1923).

2. Молодые личинки вылупляются почти сейчас же после откладки яиц (щитовки—Уид, 1936; двукрылые *Calliphora*, *Musca*, *Phora*, *Pycnosoma*, у которых в течение долгого времени задерживали откладку яиц,—Кейлин, 1916).

3. Молодые личинки вылупляются в момент откладки яиц (*Tachina*—Кейлин, 1916; Прелл, 1915).

4. Яйца очень крупные; 2-я линька происходит до первого принятия пищи (*Hylemyia strigosa*—Кейлин, 1916).

5. Яйца еще крупнее; превращение в нимфу происходит через несколько минут после вылупления (*Termitoxenia*—Мергельсберг, 1935).

6. Личинки вылупляются в матке самки; после вылупления их питание ни в чем не связано с материнским организмом (*Sarcophagidae* и некоторые *Oestridae*—Кейлин, 1916).

7. Личинки, находясь в матке, получают питательные вещества из специальных желез матери. Дыхание личинок осуществляется с помощью дыхалец, расположенных на заднем конце их тела, которые высовываются наружу из полового отверстия самки (*Glossina*—Рубо, 1909; *Pupipara*—Гарденберг, 1929).

8. Зародыш в продолжение всего развития заключен в своего рода амнион, который иногда называют плацентой (*Hemimerus*—Вебер, 1933; Гейман, 1922).

9. Яйца лишены желтка и хориона; придатки эмбриона (плейроподы) растут до тех пор, пока не окружают его целиком, и служат настоящей плацентой (*Hesperoctenes*—Хаган, 1931).

10. Тело самки представляет собой лишь мешок, заполненный сильно развитым жировым телом, в котором находятся личинки, питающиеся с помощью трофамниона (*Strepsipterae*—Гоффман, 1914).

Физиологическое изучение этих различных типов развития представляет бесспорный интерес; однако подобные исследования до сих пор не предпринимались.

Неотения и педогенез. *Неотенией* называется сохранение личиночных признаков у взрослой особи (Циммер, 1934). Это явление обычно у самок щитовок, у которых линек бывает на одну меньше, чем у самцов, и сохраняются некоторые личиночные признаки (Вебер, 1933). У самок *Lampyridae* и некоторых *Protermitidae* также наблюдается более или менее выраженная неотения.

Классические примеры *педогенеза* можно встретить у *Cecidomyidae* и *Chironomidae*. Наиболее типичен педогенез, наблюдающийся у *Miastor metraloas*: ооциты развиваются партеногенетически внутри яйцевых трубочек личинки, давая начало дочерним личинкам, число которых бывает различно; последние мигрируют в полость тела самки, где пожирают ее ткани и выходят наружу, прорывая стенку ее тела (Ульрих, 1934; Хебердей, 1931; Вандель, 1931). Педогенез у *Miastor* находится, однако, в зависимости от условий внешней среды—температуры, влажности и скученности (Кале, 1908; Шпрингер, 1915; Харрис, 1925).

Гермафродитизм. У некоторых насекомых, например у *Perla marginata*, нимфы-самцы обладают атрофированными яичниками, расположенными вдоль семенников (Шёнемунд, 1912).

Мухи *Termitoxenia* представляют собой настоящих гермафродитов, у которых одновременно функционируют и мужские и женские половые органы. Роль самца выполняют, повидимому, молодые особи (Мергельсберг, 1935).

Щитовка *Icerya purchasi* является гермафродитом и, подобно некоторым моллюскам, способна к самооплодотворению. Однако наблюдающийся у нее гермафродитизм, повидимому, неполный, так как сперма одной особи не может оплодотворить другую (Хьюгс-Шредер, 1930).

Партеногенез. У насекомых партеногенез может быть спорадическим или постоянным, причем можно наблюдать все переходы между этими двумя формами размножения. Иногда половые поколения чередуются с партеногенетическими (*гетерогония*, или *циклический партеногенез*). Из неоплодотворенных яиц развиваются либо исключительно самки (*телитокия*), либо только самцы (*арренотокия*), либо и те и другие (*амфитокия*). Партеногенетические особи могут быть гаплоидными или диплоидными.

У некоторых саранчевых все неоплодотворенные яйца начинают развиваться, но очень немногие из них завершают развитие. Повидимому, для завершения соматических делений необходима откладка яиц и одного лишь осеменения недостаточно (Кинг и Слифер, 1934). У многих чешуекрылых наблюдается та же картина, что и у саранчевых, однако у некоторых других неоплодотворенные яйца совершают полное развитие, вплоть до вылупления (Коккэйн, 1938). *Lymantria* (Гольдшмидт, 1917) и *Orgyia antiqua* (Вандель, 1931) можно также выводить без участия самцов. У тутового шелкопряда можно вызвать партеногенез действием различных факторов: высокой температуры, кислот, спиртов, различных гистологических фиксаторов и др.

У некоторых видов палочников самцы чрезвычайно редки; у других самцы встречаются чаще и партеногенез происходит лишь в случае отсутствия самцов. Партеногенетические особи иногда бывают диплоидными, иногда же гаплоидными, диплоидными и полиплоидными; у *Menexenus* первые партеногенетические поколения бывают сначала гаплоидными, а затем диплоидными (Шопар, 1934; Пантель и де Синети, 1908; Фаврель и де Више, 1937).

Форма размножения иногда зависит от расы. В пределах одного и того же вида встречаются нормальные расы, размножающиеся половым путем, наряду с другими, размножающимися путем различных форм партеногенеза (Зейлер, 1923; Томсен, 1927; Фландерс, 1935).

Во всех рассмотренных выше случаях нормальное развитие начинается лишь после наступления диплоидности. Во всяком случае, у пчелы и у тутового шелкопряда оплодотворенные яйца дают диплоидных самок, а из

неоплодотворенных яиц развиваются гаплоидные самцы (Вандель, 1931)[1]. Подобные же явления наблюдаются у *Aleurodes proletella* (Томсен, 1927), у одной из локальных рас *Trialeurodes vaporariorum* (Томсен, 1927), у *Icerya purchasi*, *I. littoralis* и у близких к ним форм (Хьюгс-Шредер, 1930).

У некоторых перепончатокрылых арренотокия и телитокия зависят от температуры и питания; например, самки *Habrolepis rouxi*, воспитывавшиеся при температуре 26,5° на *Aonidiella aurantii*, были телотокическими, а воспитывавшиеся при 32°—амфитокическими или арренотокическими (Фландерс, 1945). Наиболее сложной формой чередования половых и партеногенетических поколений или живорождения и откладки яиц являются жизненные циклы тлей и орехотворок (Донкастер, 1916; Вебер, 1930; Вандель, 1931; Шелл, 1930).

ФИЗИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ ЯЙЦА

КИСЛОРОД

Несмотря на то, что хорион яйца всегда более или менее плотен, а иногда даже пропитан известью (*Phasmida*), он не вполне непроницаем для газов. Когда хорион тонок, воздух может проникать через любой участок его поверхности; если же он толст, то в нем развиваются специальные приспособления, облегчающие процесс дыхания,— воздухоносные лакуны двукрылых или углубления в покровах *Tettigoniidae* (Капп де Байон, 1920), воздухоносные мешки в яйцах *Anoplura* и впадины в тонких стенках яиц полужесткокрылых (Вебер, 1930). Кривые поглощения кислорода и выделения углекислого газа в течение развития яйца имеют весьма своеобразную форму (см. ниже).

ВОДА

Хорион проницаем не только для кислорода, но и для воды. В хорионе яиц многих насекомых имеются даже особые участки, где происходит избирательное проникновение воды, например гидропиле яиц *Melanoplus* (Слифер, 1938) и, возможно, стебелек яйца *Aleurodes*, которым оно прикрепляется к растениям (Вебер, 1931). Яйца насекомых всех видов в процессе своего развития поглощают большое количество воды. В результате этого поглощения яйца плавунцов, сначала легко поддающиеся деформации, становятся твердыми, приобретают тургор и вдвое увеличиваются в длину; хорион яйца, слабо поддающийся растяжению, слущивается и исчезает, и яйцо оказывается заключенным в желточную и серозную оболочки (Блунк, 1914); яйца саранчи *Locusta migratoria*, развивающиеся только во влажной почве, увеличиваются в весе от 6,3 до 14 *мг*, и содержание в них воды поднимается от 52 до 80% (Рунуэлл, 1936).

Определения объема очень мелких объектов (Джонсон, 1934). Изготовляют микропикнометр, изображенный на рис. 70. Тщательно вымыв прибор хромовой кислотой и водой и просушив, его прикрепляют с помощью резиновой ленты к резервуару термометра и погружают в пробирку, которая, в свою очередь, погружена в довольно большой объем воды с постоянной температурой, поддерживаемой при помощи струи водопроводной воды. После того как установится постоянная температура, с помощью куска фильтровальной бумаги оттягивают воду до градуировочной метки и быстро взвешивают пробирку. Затем прибор возвращают на место, доливают воду так, чтобы она стояла выше метки, и при помощи проволоки опускают

[1] Не следует распространять это правило на всех перепончатокрылых. Например, у *Cynipidae* и самцы и самки могут возникать партеногенетически (Фландерс, 1945).

в пробирку исследуемый объект. После того как установится постоянная температура, воду вновь отсасывают до метки и взвешивают пробирку. Разница в весе воды дает объем измеряемого тела.

Этот метод можно усовершенствовать применением хорошо отрегулированного термостата и добавлением к воде солей желчных кислот, которые уменьшают поверхностное натяжение и увеличивают смачивание объектов.

Слишком низкая влажность задерживает или прекращает развитие. Яйца жесткокрылого *Sitona* при 20° и влажности 100% вылупляются через 10,5 дня, а при влажности 62%—через 21 день (Андерсен, 1930); яйца зерновки *Bruchus obtectus* при влажности 15% развиваются за 14 дней, а при влажности, достигающей точки насыщения,—за 22 дня (Хидли, 1946). Продолжительность развития яиц мухи *Lucilia* и наездника *Habrobracon* находится в прямой зависимости от степени влажности среды. Яйцо *Notostira* в момент его откладки не содержит достаточного количества воды; если его лишить возможности поглощать воду, то развитие зародыша вскоре прекратится (Джонсон, 1934); то же самое происходит с яйцами *Aleurodes*, отложенными на сухие листья (Вебер, 1931), или с яйцами *Melanoplus* при закупоривании гидропиле (Слифер, 1937). Однако яйца некоторых насекомых могут, не погибая, оставаться в течение довольно продолжительного времени в сухой атмосфере. Так, высохшие яйца *Sminthurus* (*Collembola*) можно сохранять в течение 271 дня; если их поместить затем во влажную атмосферу, то через 8—10 дней из них вылупятся личинки (Холдэвей, 1932). Во влажной почве из яиц *Locustana pardalina* личинки вылупляются в течение двух недель, а в сухой почве эти яйца могут сохраняться, не развиваясь, в течение трех с половиной лет, находясь в состоянии ослабленной жизнедеятельности (Бэкстон, 1932). Подобные задержки развития, вызываемые плохими условиями среды, получили название стадии *покоя* в отличие от *диапаузы*, которую мы рассмотрим ниже.

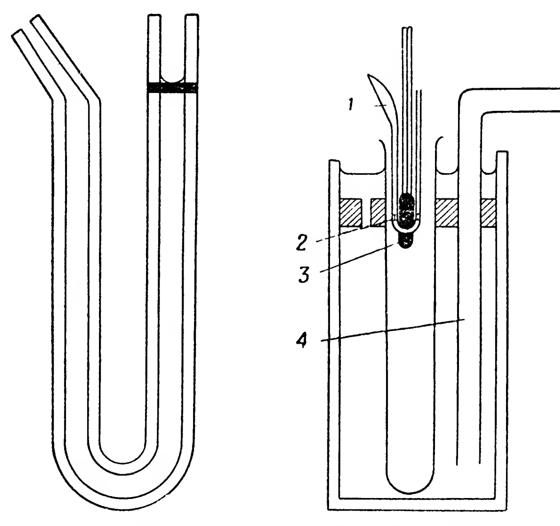


Рис. 70. Пикнометр Джонсона для измерения объема очень мелких объектов.

1—пикнометр; 2—резиновая лента, прикрепляющая пикнометр к термометру; 3—резервуар термометра; 4—трубка для проточной воды.

ТЕМПЕРАТУРА

Относительно влияния температуры на развитие яйца мы располагаем крайне малым количеством данных (если не принимать в расчет работ, посвященных исследованию диапаузы). Известно, что высокие температуры ускоряют развитие, а низкие—задерживают его; однако эти закономерности проявляются лишь в определенных пределах, специфических для каждого вида, а может быть, и для каждой расы. У *Locusta migratoria* температура, оптимальная для развития яиц одиночной фазы, выше, чем для развития яиц стадной фазы (Шовен, 1941). Суточные колебания температуры также могут оказывать на развитие ускоряющее действие; например, яйца клопа *Cimex*, содержавшиеся при температуре, которая ежедневно колебалась

в пределах 10° между пороговой и оптимальной, развивались быстрее, чем контрольные яйца, содержавшиеся при постоянной температуре (Джонсон, 1940).

Уравнение

$$V(t+10) = Vt + Q_{10},$$

где Q_{10}—увеличение скорости развития при повышении температуры от t до $t+10$, выражает прямую зависимость, существующую между температурой и ростом, и приложимо к развитию яиц *Acilius* (Крог, 1914) и *Popillia* (Людвиг, 1932, 1934), по крайней мере, для температур, близких к оптимальным (см. ниже).

СОВМЕСТНОЕ ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ВЛАЖНОСТИ

Яйца *Callosamia promethea* и *Telea polyphemus* развиваются с одинаковой скоростью при высокой и при низкой влажности, если температура равна 25°; однако при температурах выше и ниже 25° скорость развития меняется в зависимости от влажности (Людвиг и Андерсон, 1942). Границы влажности, в пределах которых возможна жизнь, изменяются в зависимости от изменения температуры. Так, яйца *Camnula pellucida* при 22° лучше всего развиваются при влажности 80%; при температурах же от 27 до 37° оптимальной является влажность 90% (Паркер, 1929—1930). Выживаемость яиц *Hylotrupes bajulus* максимальна при влажности 90—100%, если температура равна 19°, и при влажности 50—60%, если температура равна 16,6° (Штейнер, 1936). Для развития и вылупления яиц клопа *Cimex* при температуре 13° оптимальной является влажность 75—90%; при температуре 30° смерть наступает при низкой влажности; при 37° личинки не вылупляются, какова бы ни была степень влажности. Устойчивость к холоду яиц *Hemerocampa leucostigma* находится в прямой зависимости от влажности воздуха (Пэйн, 1929).

ОБЛУЧЕНИЕ

Нейтроны. При бомбардировке нейтронами яиц или молодых личинок *Drosophila melanogaster* возникает большой процент удвоений щетинок на аристах, а также удвоение глаз, ног, жужжалец, брюшных тергитов и внутренних органов. Наблюдается также частичное удвоение органов, которые, в конце концов, сливаются (Энцман и Хоскинс, 1939).

Рентгеновские лучи. Рентгеновские лучи в больших дозах вызывают высокую смертность, которая слабее при действии жестких лучей (ден Хед и Штёль, 1940). Вызываемые поражения и смертность зависят от возраста яйца; чтобы убить яйца, отложенные 6 час. назад и уже продвинувшиеся в своем развитии, достаточно одного кванта. Яйца *Chortophaga* особенно чувствительны к действию рентгеновских лучей на стадии профазы; после 75-минутного облучения (дозой 250 r) исчезают профазы, после 1,5-часового—исчезают анафазы, после 2-часового—исчезают телофазы (Карлсон, 1940). Позднее, на 6-й день развития, воздействие рентгеновскими лучами увеличивает процент уродств (Эванс, 1937). На яйца тутового шелкопряда облучение дозами ниже 500 r не оказывает действия. Эффект не зависит от длины волны (Ламарк и Гро, 1945).

Ультрафиолетовые лучи. Ультрафиолетовые лучи вызывают более тонкие изменения. Оказывают действие лишь ультрафиолетовые лучи с длиной волны свыше 3 000 Å и главным образом на яйца, находящиеся на поздних стадиях развития (Лангендорф и Зоммермейер, 1940). Непродолжительное облучение яиц *Melanoplus differentialis* ультрафиолетовыми лучами

вызывает усиление дыхания и уменьшение процента вылупления; более длительное облучение подавляет дыхание и вылупление. Яйца, находящиеся на стадии диапаузы, повидимому, менее чувствительны к облучению; по всей вероятности, на облучение реагирует не желток яйца, а зародыш. При облучении ультрафиолетовыми лучами яиц *Tineola biseliella*, не достигших стадии бластодермы, не возникает никаких уродств, проявляющихся у взрослого насекомого. При облучении яиц, находящихся на стадии бластодермы, в 10% случаев возникают изменения, проявляющиеся у насекомых на личиночной и имагинальной стадиях развития; эти изменения затрагивают ноги, крылья и придатки головы. При облучении зародышевой полоски через 46—60 час. после откладки яйца в 9% случаев возникает удвоение конечностей. Первая пара ног (при облучении яиц через 46 час. после откладки) может быть расщеплена, начиная от бедра; вторая (при облучении яиц через 48 час. после откладки)—от основания до лапки; третья (при облучении яиц через 60 час. после откладки)—только в последних и предпоследних члениках лапки. При соответствующем облучении можно даже добиться воздействия только на клетки, из которых впоследствии развиваются ноги имаго, не затрагивая клеток, идущих на образование ног личинки (Гейги и Люшер, 1942). Облучение яиц *Drosophila* через 4 часа после их откладки вызывает появление местных поражений, приводящих к нарушению личиночного развития, но не затрагивающих развития признаков имаго; следовательно, яйцо обладает способностью к регуляции развития последних. Однако при облучении яиц спустя 7 час. после их откладки возникают нарушения покровов взрослого насекомого, тогда как личинка, повидимому, не изменяется (Гейги, 1931).

ДИАПАУЗА

Диапауза отличается от стадии покоя тем, что она происходит спонтанно, не зависит от внешней среды и ее трудно или невозможно прервать в экспериментальных условиях. У насекомых различных видов диапауза проявляется на разных стадиях развития. Яйца бабочки *Zephyrus betulae* начинают развиваться только весной (Тэтт, 1899). Развитие яиц *Orgyia* приостанавливается на стадии зародышевой полоски в начале образования мезодермы (Христенсен, 1937). Диапауза подробно изучена у тутового шелкопряда, у саранчевых и у *Phaneroptera*.

Bombyx mori. Развитие яиц тутового шелкопряда, отложенных осенью, даже при наличии подходящей температуры, полностью останавливается на очень ранней стадии. Если содержать яйца в течение всей зимы при температуре 15—20°, личинки весной не вылупляются, так как для вылупления их необходимо, чтобы яйца в течение нескольких месяцев находились при температуре, близкой к 0° (Дюкло, 1869). Некоторые расы тутового шелкопряда *моновольтинны* и дают лишь одно поколение в год; другие—*бивольтинны* или даже *тетравольтинны*; в последнем случае самки в течение всего лета откладывают яйца, развивающиеся без диапаузы, и лишь ближе к зиме откладывают яйца, развитие которых прерывается диапаузой. Вольтинность представляет собой, повидимому, наследственный признак; однако механизм его передачи не совсем ясен. Вольтинность данного поколения зависит от температуры, при которой выводились предшествующие поколения (из яиц, содержавшихся при 25°, развиваются бабочки, откладывающие зимующие яйца; из яиц, содержащихся при температурах ниже 15°—бабочки, откладывающие яйца, развивающиеся без диапаузы), и от температуры, при которой воспитывались личинки. Вольтинность яиц определяется, повидимому, какими-то изменениями соматических

клеток самки. Яйца, отложенные одной самкой, обычно имеют одинаковую вольтинность; если яичники особи одной расы пересадить представительнице другой расы, то развивающиеся яйца всегда обладают вольтинностью нового хозяина (Умейя, 1926). Однако воздействием различных факторов (кислоты, наркотики, теплая вода и т. п.) бивольтинные яйца можно превратить в поливольтинные.

Phaneroptera. Для вылупления личинок *Phaneroptera* (*Tettigoniidae*) совершенно необходимо, чтобы яйца подвергались действию холода. Процент вылупляющихся личинок зависит от продолжительности зимовки, которая воздействует также на их жизнеспособность. На основании этого можно предположить, что яйца, отложенные одной самкой, неоднородны по своей вольтинности. Среди яиц одной кладки можно обнаружить все переходы, начиная с яиц, которым для окончания диапаузы необходимо пребывание при температуре 0° хотя бы в течение 8 дней, и кончая яйцами, из которых вылупляются личинки только после пребывания на холоду в течение более двух месяцев. Во всех случаях, для того чтобы после зимовки произошло вылупление, необходим «температурный шок», например помещение яиц в термостат при 37° (Шовен, 1943).

Melanoplus. У *Melanoplus* прервать диапаузу легче, чем у тутового шелкопряда или у *Phaneroptera*. Повидимому, диапауза этого насекомого представляет собой некоторую промежуточную форму между настоящей диапаузой и стадией покоя. Она начинается при наступлении зимы, когда закончено формообразование, но не рост зародыша (Бэркхолдер, 1934; Слифер, 1932). Зародыш сохраняется в таком состоянии до начала весны, после чего рост его возобновляется и быстро прогрессирует; вскоре после этого начинаются движения зародыша в яйце. Однако в любое время зимы *диапауза может быть прервана содержанием яиц при температуре* 25°. Необходимо отметить, что при перенесении яиц в благоприятные условия быстрее всего развиваются те из них, которые дольше всего находились при низких температурах. После возобновления развития его уже нельзя остановить действием холода (Бодин, 1929). Яйца *Melanoplus*, так же как и яйца *Phaneroptera*,—гетерогенны. Яйца этих насекомых можно разделить на несколько категорий путем погружения в растворы поваренной соли различных концентраций, причем яйца, имеющие одинаковую плотность, находятся на одной и той же стадии диапаузы и личинки из них вылупляются одновременно (Бодин и Робби, 1942). Однако бывают яйца с длинной и короткой диапаузами; оотеки, отложенные одной и той же самкой, сильно отличаются друг от друга, и случается, что из яиц последней кладки личинки вылупляются раньше. Яйца с наиболее продолжительным развитием обычно дают и самый низкий процент вылупления (Бурдик, 1937).

Факторы, прерывающие диапаузу. Мы уже отмечали, что кислоты, наркотики, горячая вода и многие другие факторы, применяемые в определенное время, могут прерывать диапаузу яиц тутового шелкопряда; то же самое действие они оказывают и на яйца *Melanoplus*; однако эти же факторы, повидимому, не прерывают диапаузу яиц *Phaneroptera*. Центрифугирование яиц *Melanoplus* в первые недели после начала диапаузы приводит к возобновлению развития небольшого числа яиц; однако изменения температуры от 0 до 36° и воздействие углекислым газом, азотом, концентрированными горячими растворами солей не оказывают никакого влияния. Если же этими агентами воздействовать на яйца спустя 20 недель после начала диапаузы, то можно прервать диапаузу большого числа яиц (Бодин и Робби, 1940). Для того чтобы прервать диапаузу, яйца следует подвергать действию низких

температур не непосредственно после откладки (так как это может вызвать понижение процента вылупления), а лишь через неделю; в этом случае результаты оказываются весьма удовлетворительными.

Растворители жиров (например, ксилол) прерывают диапаузу яиц *Melanoplus*, по всей вероятности, вследствие повышения гидрофильности воскообразной пробки, закрывающей гидропиле и препятствующей проникновению воды (Слифер, 1946). Добавим также, что солнечный свет (но не тепло), повидимому, влияет на органогенез (Бодин, 1925).

Факторы, прерывающие диапаузу, действуют одинаково как на животных, так и на растения (яровизация картофеля и черенков цветущих растений). Следовательно, диапауза связана с весьма общими свойствами цитоплазмы (Шовен, 1943).

Диапауза у других насекомых. У некоторых зимующих куколок *Deilephila* наблюдается такое же понижение метаболизма, как и у *Melanoplus*; это понижение метаболизма может служить признаком для разделения их на расы, развивающиеся с диапаузой и без диапаузы (Геллер, 1926). Вследствие сильно пониженного метаболизма гусеницы огневок, находясь на стадии диапаузы, могут переносить погружение в воду на несколько дней, тогда как личинки с интенсивным обменом не выдерживают такой процедуры (Кожанчиков, 1935). «Летние» осы, содержащиеся при 0°, поглощают в 20 раз больше кислорода, чем осы, перезимовавшие при такой же температуре (Нехелес, 1924).

Диапауза у зародыша поздних стадий развития. Некоторые насекомые, например *Timarcha tenebricosa*, завершают свое развитие внутри яйца до наступления диапаузы. Яйцо, содержащее вполне развитую и готовую к вылуплению личинку, при температуре 15° может сохраняться в течение 6 месяцев; если же извлечь личинку из хориона, то она погибает. Если яйца после выдерживания в течение нескольких месяцев при низких температурах перенести в комнатную температуру, то из них одновременно вылупляются все личинки (Абелоос, 1935). Яйца *Aëdes* поздних стадий развития способны выдерживать без вреда сухую атмосферу в течение нескольких месяцев. Яйца *Aëdes aegypti* сохраняются в течение 40 дней над серной кислотой при 28°; но если после этого их увлажнить, то в течение нескольких минут из них вылупляются личинки (Рубо).

БИОХИМИЯ ЯЙЦА ВО ВРЕМЯ РАЗВИТИЯ И ДИАПАУЗЫ

Источник энергии. В яйце основным источником энергии являются жиры (Тангль, 1909). У тутового шелкопряда они дают $^2/_3$ всей энергии (Фаркас, 1903), и содержание их в процессе развития падает от 8,0 до 4,4% (Тихомиров, 1885). Остальная энергия образуется за счет белков и главным образом гликогена, содержание которого во время развития падает от 2,0 до 0,74% сырого веса. Измеряя мочевую кислоту, образующуюся в яйце (кривая ее образования примерно соответствует кривой поглощения кислорода), можно рассчитать, что в обмене участвовало примерно 6,6% белков, первоначально содержавшихся в яйце *Melanoplus* (Бодин, 1946). В яйце *Melanoplus* в момент его откладки содержание высших жирных кислот составляет 17—22% сухого веса; однако в процессе органогенеза, до зимовки и после нее, содержание их быстро понижается, доходя к моменту вылупления до половины первоначального (Слифер, 1930).

Дыхательный коэффициент яйца *Melanoplus* в первый день развития равен 1, но затем снижается до 0,70, свидетельствуя о том, что липиды к этому времени уже поглощены (Боэлл, 1935).

Дыхательный обмен. Кривая дыхания яиц в период диапаузы имеет характерную форму; дыхательный обмен интенсивен в течение начальных стадий развития до того времени, когда зародыш начинает двигаться в яйце; затем, с началом диапаузы, он понижается и вновь повышается лишь по прошествии зимы, когда с возобновлением развития также возобновляются и движения эмбриона в яйце. Однако яйца *Melanoplus*, развивающиеся без диапаузы и содержащиеся при 25°, дают такую же кривую дыхательного обмена, как и яйца, развивающиеся с диапаузой, с тем различием, что она как бы укорочена по времени. *Общий объем* поглощенного кислорода одинаков для яиц, развивающихся с диапаузой и без нее (Бэркхолдер, 1934). В период диапаузы поглощение кислорода втрое слабее, чем в течение активного развития.

Зародыши, находящиеся на стадии диапаузы, очень устойчивы к цианистому калию. При 10-минутном действии 0,01 н. HCN дыхание развивающихся яиц понижается до 5 и даже 3,6% первоначального. Подъем кривой поглощения кислорода, происходящий после восстановления нормальных условий, тем медленнее, чем сильнее было ее понижение. Процесс восстановления дыхательного обмена носит одинаковый характер независимо от того, находятся ли яйца в состоянии преддиапаузы, диапаузы или постдиапаузы. Температура среды и продолжительность воздействия неблагоприятных условий оказывают влияние на степень нарушения дыхания, но, тем не менее, сохраняется некое остаточное дыхание, не поддающееся действию HCN и при 25° составляющее на 1 яйцо 0,02 *см²/час*. Поглощение кислорода изолированным зародышем и желтком в сумме превосходит поглощение его неповрежденным яйцом, так же как и количество кислорода, поглощаемое после прекращения воздействия цианистой кислотой. Следовательно, экспериментальная изоляция зародыша облегчает диффузию.

Метиленовая синька в значительной степени стимулирует поглощение кислорода яйцом, находящимся на стадии диапаузы; однако ее действие можно полностью подавить окисью углерода. Следовательно, метиленовая синька, повидимому, способна частично заместить дыхательный механизм, блокируемый в период диапаузы (Бодин и Боэлл, 1937; Робби, 1941).

Дыхательный обмен можно сильно активизировать действием пиоцианина, причем окись углерода и другие ингибиторы обмена не снимают его действия (Карлсон и Бодин, 1939). *Температура* сильнее активизирует дыхательный обмен изолированного зародыша, чем желтка; однако зародыш, находящийся на стадии постдиапаузы, практически не реагирует на повышение температуры от 25 до 35° (Гудрич и Бодин, 1939). Парциальное давление кислорода обычно не влияет на дыхательный обмен яиц, находящихся на стадии диапаузы; однако в известных условиях оно может иметь значение.

Все перечисленные работы проводились исключительно на яйцах *Melanoplus*. Данные, касающиеся дыхательного обмена яиц тутового шелкопряда, менее многочисленны. Неоплодотворенные яйца тутового шелкопряда поглощают небольшое количество кислорода (во время диапаузы 4,92 *см³/час* на 500 яиц при 24° и 3,10 *см³/час* на то же число яиц при 16—19°). Во время активного развития поглощение кислорода в 10—20 раз более интенсивно, чем в период диапаузы, причем окись углерода оказывает действие только в это время (Вольский, 1940).

Ферментная система. Яйцо *Melanoplus* содержит фермент *протирозиназу*, причем в неоплодотворенных яйцах ее меньше, чем в оплодотворенных (Бодин и Тамисян, 1943); этот фермент активизируется другим веществом (которое также содержится в яйце), растворимым в воде и способным к диализу. Кроме того, фермент активизируется ацетоном, хлороформом, уретаном, олеатом натрия и др. Некоторые белки (эдестин и яичный альбумин), напротив,

тормозят действие фермента, причем их действие усиливается при высокой температуре и облучении ультрафиолетовыми лучами. Сущность активации состоит, несомненно, в поглощении аналогичных белков мицеллами активатора. Облучение рентгеновскими лучами в первый день развития препятствует образованию тирозиназы; поскольку облучение затрагивает в основном серозные и желточные клетки, было сделано заключение, что тирозиназа образуется именно в этих клетках (Эванс, 1941). Облучение на 6-й день развития убивает зародыш; яйцо, не содержащее зародыша, поглощает несколько меньше кислорода, чем нормальное яйцо, причем ко времени диапаузы поглощение кислорода уменьшается. Однако образование протирозиназы и ее активатора при этом не нарушается (Бодин, Карлсон и Рэй, 1940). Содержание тирозиназы достигает своего максимума на 20-й день инкубации и сохраняется на этом уровне в течение всей диапаузы, после чего оно падает; этот фермент находится в основном в серозных клетках, желтке и жидкости, окружающей зародыш.

В начале диапаузы в яйце можно обнаружить также *пероксидазы*, количество которых постепенно увеличивается, достигая максимума к моменту вылупления, после чего эти ферменты сразу исчезают (Бодин, 1935; Бодин и Карлсон, 1941). Содержание в тканях зародыша *цитохромоксидазы* быстро увеличивается в течение преддиапаузы, причем это увеличение никак не связано с поглощением кислорода; появление цитохромоксидазы и повышение ее содержания происходит значительно позднее образования протирозиназы. Содержание *эстераз*, активно действующих на бутирин, очень велико в момент откладки яиц, а затем уменьшается (Карлсон, 1941); из эстераз следует отметить *монобутириназу* и *трибутириназу*, на которые температура оказывает различное действие. Наконец, содержание в зародыше *холинэстеразы* постепенно увеличивается в течение пред- и постдиапаузы; *ацетилхолин* появляется только в период постдиапаузы (Тамисян, 1943).

ВЫЛУПЛЕНИЕ

Вылуплению предшествует разрыв хориона, желточной (мухи) и серозной оболочки (плавунец, саранча и другие насекомые). У некоторых насекомых образуется провизорная кутикула, которая перед вылуплением заменяется более плотной оболочкой. Провизорная кутикула иногда сбрасывается на очень ранней стадии развития (например, у тлей), и в этом случае она представляет собой простой мешок без всяких выростов. Если она сохраняется в течение более продолжительного времени, она образует выросты для конечностей и антенн (жесткокрылые, полужесткокрылые, сетчатокрылые и хрущаки). Таким образом, зародыш перед вылуплением покрыт тремя оболочками: хорионом, серозной кутикулой и провизорной кутикулой.

У зародышей многих насекомых имеются иглы, шероховатые пластинки и расширяющиеся пузырьки, помогающие им разрывать оболочки. Эти образования развиваются на провизорной кутикуле (полужесткокрылые, сетчатокрылые, пухоеды и вши) или на покровах зародыша и сохраняются в течение первой стадии развития (*Nematocera*, *Aphaniptera*, *Carabus*, *Dytiscus* и *Chrysomelidae*—Ван-Эмден, 1925; Сайкс и Уигглсуорз, 1931).

Явления, предшествующие вылуплению, у большинства насекомых одинаковы; наиболее ранним признаком являются сократительные движения глотки, связанные с заглатыванием амниотической жидкости (*Agrion*, *Hidrobius* и т. п.—Бальфур-Броун, 1913; Сайкс и Уигглсуорз, 1931). Амниотическая жидкость быстро поглощается и тело зародыша плотно прилегает к оболочкам. Затем зародыш разрывает оболочки при помощи либо мышечных сокращений (разрыву оболочки способствует предварительное растворение ее внутренних слоев), либо при помощи специальных образований. Зародыши

чешуекрылых и двукрылых просто прогрызают оболочки (Сайкс и Уигглсуорз, 1931).

Случается, что после заглатывания амниотической жидкости через хорион начинает проникать воздух; этот воздух поглощается насекомым, у которого вследствие этого возрастает внутреннее давление.

При вылуплении насекомое выходит через узкое отверстие, образующееся вследствие перистальтических движений тела насекомого. Провизорная кутикула остается либо в оболочке яйца (пухоеды, вши и полужесткокрылые), либо на теле насекомого.

В последнем случае насекомому приходится вновь увеличивать объем своего тела путем заглатывания воздуха (прямокрылые) или воды (водяные клопы, стрекозы).

В результате поглощения воды или воздуха объем тела насекомого увеличивается в такой мере, что значительно превышает объем яйца, из которого оно вылупилось (Сайкс и Уигглсуорз, 1931). Очень часто вылупление подчиняется определенному *ритму*.

ФИЗИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ

ОБЩИЙ ОБЗОР

Во время периодических линек размеры и вес насекомых возрастают на определенную величину. Многие авторы пытались выразить увеличение веса, размера и других признаков в виде отношения простых чисел.

Закон Дайера и Пржибрама. Дайер (1890) установил закон, при помощи которого можно проверить, не отсутствуют ли в собранной коллекции личинок членистоногих какие-либо стадии. Согласно этому закону, размер личинок членистоногих увеличивается при каждой линьке, следуя геометрической прогрессии, со знаменателем 1,25. Наличие подобной прогрессии подтверждается на большом количестве случаев, например при развитии глотки слепня *Haematopota* (Камерон, 1934); однако имеются и исключения: бабочка *Heliothis* (Гэйнс и Кэмпбелл, 1935) и жук *Popillia* (Эберкромби, 1936).

Пржибрам видоизменил закон Дайера, допустив, что знаменатель прогрессии может варьировать между 1,26, 1,59 и 2,0 (*Sphodromantis*—Пржибрам и Мегузар, 1912). Однако и эта закономерность оказывается довольно часто неприменимой (например, к *Lymantria*—Гольдшмидт, 1933; *Melanoplus*—Ходж, 1933; *Locusta*—Кэй, 1936; *Tenodora*—Пржибрам и Брехер, 1930; *Popillia*—Людвиг, 1934). Были предложены различные видоизменения этого закона. По отношению к насекомым, вес которых после каждой линьки увеличивается более чем вдвое, допускают, например, что первоначальная величина веса умножается на число, кратное двум (Пржибрам и Мегузар, 1912; Боденгеймер, 1933). С другой стороны, даже при развитии тех насекомых, для которых правило подтверждается вполне удовлетворительно, может случиться, что один или два члена прогрессии регулярно подскакивают вверх, так как при некоторых линьках наблюдается резкое увеличение размера. В общем можно допустить, что закон Дайера—Пржибрама довольно хорошо применим к членистоногим, при развитии которых имеется лишь небольшое число стадий, или же к началу развития насекомых, которые проходят большое число стадий; действительно, в последнем случае рост личинки поздних стадий развития часто очень замедлен. Следовательно, несмотря на указанные выше исключения, этот закон может все же оказаться полезным.

Пржибрам пытался обосновать свой закон гистологическими данными; он считал, что так как на каждой стадии развития все клетки делятся на две, а обе дочерние клетки достигают размера исходной, то вес личинки удваивается.

У некоторых насекомых действительно на всех стадиях развития обнаруживается одинаковое число ядер на единицу поверхности ткани (Суитмэн, 1934). Этой гипотезе противоречат данные, полученные на комнатных мухах; у этих насекомых увеличение плотных участков кутикулы следует закону Пржибрама, но на постэмбриональных стадиях увеличивается лишь размер клеток, без их деления (Перец, 1911). У многих других насекомых различных отрядов в период между линьками увеличивается лишь размер клеток, а линька вызывает вспышку митозов.

У некоторых *Holometabola* эта вспышка наблюдается лишь при метаморфозе и точная закономерность увеличения числа клеток еще не ясна.

У насекомых других видов в момент линьки происходит сложная перестройка клеток, а не просто деление каждой из них на две.

ОТНОСИТЕЛЬНОЕ УВЕЛИЧЕНИЕ РАЗМЕРА, ВЕСА И УДЕЛЬНОГО ВЕСА

Увеличение веса личинки, ее линейных размеров и удельного веса подчиняется различным законам. Например, у палочника *Carausius* длина тела увеличивается очень резко, тогда как между двумя линьками не замечается

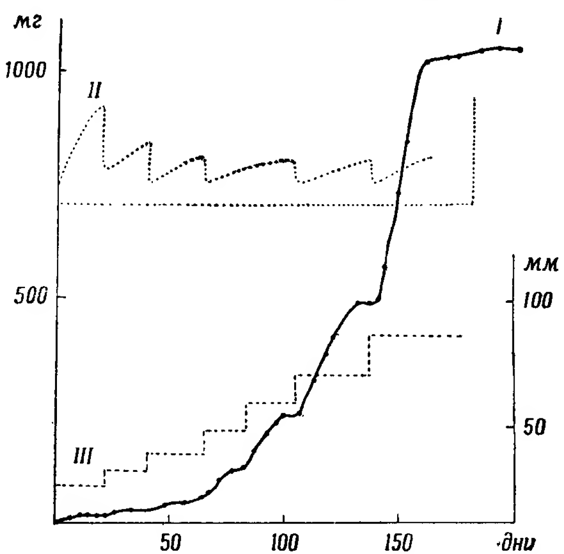


Рис. 71. Рост *Carausius*.
I—зависимость веса тела от времени; *II*—зависимость удельного веса от времени; *III*—зависимость длины тела от времени. (Тессье, 1931.)

никакого увеличения размера. Напротив, вес тела может удвоиться между двумя линьками, без увеличения размера каких-либо частей тела. Что касается среднего удельного веса (отношение веса к объему), то максимальный удельный вес наблюдается непосредственно перед линькой, тотчас же после линьки он падает до минимума, а затем медленно возрастает до нового максимума. В результате получаются три совершенно различные кривые. У насекомых с мягким растягивающимся покровом, например у гусениц, размер и вес увеличиваются более или менее равномерно. Однако увеличение размера и веса таких твердых хитинизированных придатков, как мандибулы, происходит прерывисто (рис. 71; Тессье, 1931).

Дисгармонии. Ни один организм не увеличивается в размерах, сохраняя относительные пропорции отдельных частей. Некоторые органы растут

быстрее или медленнее остальных частей тела. В этом проявляется дисгармония роста. Отношение между ростом большей части органов и увеличением общего веса можно выразить формулой $y = Kx^{\alpha}$. Эта формула широко применима не только к насекомым, но и к другим живым существам. Обычно ее применяют в следующем виде:

$$\lg y = \alpha \lg x + \lg K,$$

где y—размер данного органа, x—размер тела, K—мера дисгармонии, когда x равен единице, α—постоянная, характеризующая наклон выбранной прямой при использовании прологарифмированной формулы; α равна единице, когда y увеличивается пропорционально x, в этом случае дисгармония равна нулю; α больше единицы, когда y увеличивается быстрее, чем x, в этом случае дисгармония положительная; α меньше единицы, когда y увеличивается медленнее, чем x, в этом случае дисгармония отрицательная.

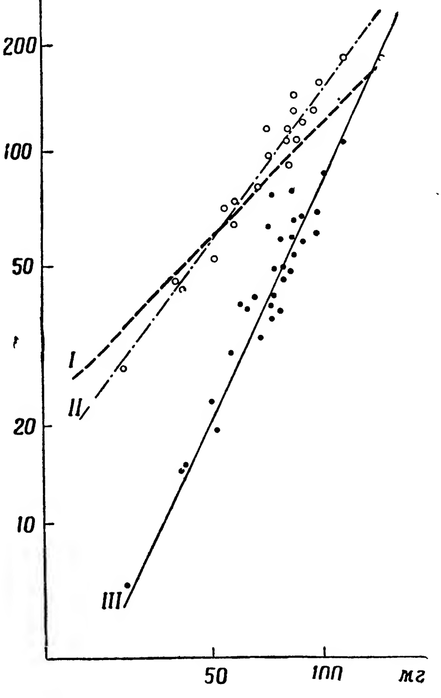


Рис. 72. Дисгармония роста самца *Lucanus cervus*.

I—сухой вес конечностей; *II*—сухой вес головы; *III*—сухой вес мандибул (все величины как функция сухого веса надкрылий). Координаты даны в логарифмическом масштабе. (Из Тессье, 1931.)

Случаи дисгармонического роста у насекомых весьма многочисленны. Наиболее классическим примером может служить рост сложных глаз и отростков жвал самца *Lucanus cervus* (рис. 72). Дисгармония наблюдается также в росте внутренних органов. Например, коэффициент дисгармонии роста для брюшной нервной цепочки оказался равным 0,6, так как нервные клетки увеличиваются в размерах то медленнее, то быстрее, чем остальные ткани тела.

Особенно интересна *биохимическая дисгармония*. Органические вещества, содержащиеся в теле мучного хрущака (*Tenebrio molitor*), можно разбить на следующие группы: 1) вещества со *слабой положительной дисгармонией*—вода, сухие вещества, белковый азот; 2) вещества с *сильной положительной дисгармонией*—липиды; 3) вещества с *сильной отрицательной дисгармонией*—липидный фосфор, нуклеиновый фосфор, зола и экстрактивные вещества (Тессье, 1931). У других насекомых, например у *Galleria*, наблюдаются критические периоды, во время которых биохимический состав тканей этих насекомых значительно изменяется за очень короткий срок; после перестройки биохимический состав тканей снова отвечает формуле дисгармонии.

Изменения скорости развития можно легко выразить при помощи полулогарифмической бумаги (по абсциссе даны обыкновенные числа, по ординате—логарифмы). Изменения в наклоне кривой роста можно, таким образом, легко уловить и кривую выразить формулой

$$\lg W = bt + c \lg t,$$

или

$$W = tc \times e^{bt},$$

где W — вес, t — время, а b и c — константы (Вудреф, 1938).

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА

Совокупность данных, полученных на мучном хрущаке (*Tenebrio molitor*), можно объяснить, предположив, что в период роста личинки происходит накопление углеводов и белков, бо́льшая часть которых будет использована во время метаморфоза. Содержание веществ, не откладывающихся в виде запасов, находится в почти неизменяющемся взаимном равновесии. Наблюдающимся изменениям противопоставляется постоянство различных коэффициентов роста: энергетического коэффициента (отношение количества полученной энергии к количеству израсходованной энергии), истинного энергетического коэффициента (отношение полученной энергии к разнице между израсходованной и сохранившейся в организме энергии) и энергетического коэффициента синтезов (Вюрмсер и Рапкин, 1931), выражающего относительное увеличение химического потенциала, или разницу между энергией тканей и веществ, использованных для их построения, с одной стороны, и количеством энергии, необходимой для того, чтобы эти синтезы могли осуществиться,—с другой. Величина этих коэффициентов, повидимому, зависит не от веса личинок, а от их режима питания. Энергетический коэффициент равен примерно 0,26%, независимо от того, весит личинка 1 или 200 *мг.* Что касается коэффициента синтезов, вычислять который гораздо труднее, то его величина (весьма приблизительная) примерно равна 19% (Тессье, 1931). У гусениц тутового шелкопряда был вычислен лишь энергетический коэффициент (Тангль, 1910). Он гораздо выше, чем у личинок хрущака *Tenebrio* (во всяком случае, после 3-й линьки), и увеличивается от 1-й до 5-й стадии в 2—3 раза. Однако в этом случае измерения были гораздо менее точными, чем проведенные на *Tenebrio* (см. главу II).

СОПОСТАВЛЕНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ РОСТА НАСЕКОМЫХ И ПОЗВОНОЧНЫХ

На первый взгляд кривая увеличения веса насекомых, для которых характерно наличие линек, должна была бы сильно отличаться от кривой увеличения веса позвоночных. Однако в действительности увеличение веса у позвоночных совершается неравномерно; у них также наблюдаются критические периоды, во время которых скорость увеличения веса резко изменяется. Таким образом, в обоих случаях получаются в основном сходные кривые (рис. 73). Кривая же увеличения линейных размеров членистоногих сильно отличается от подобных кривых у животных других групп (Тессье, 1931).

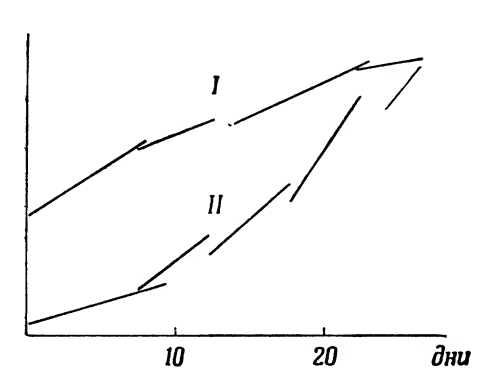


Рис. 73. Рост мыши и гусеницы тутового шелкопряда.

I—мышь; *II*—гусеница тутового шелкопряда. По ординате—кубические корни из показателей веса; по абсциссе—время. (Из Тессье, 1931; по данным Эритье и Лучиани ло Монако.)

ДЕЙСТВИЕ НА РОСТ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ

ТЕМПЕРАТУРА

Действие этого фактора изучено не лучше действия других факторов. Сначала разберем наиболее простой случай, когда развитие насекомого протекает при одной и той же температуре. Такое явление наблюдается в природных условиях у личинок и куколок насекомых, живущих в древесине или в почве. Действительно, в этих столь различных условиях колебания температуры весьма незначительны, если развитие протекает на известном рас-

стоянии от поверхности дерева или почвы. Кривую развития в зависимости от температуры пытались выразить при помощи различных математических формул, которые мы разберем лишь очень бегло, так как считаем, что им не следует придавать слишком большого значения по следующим причинам.

1. Большинство авторов учитывало только *средние температуры*, приблизительно совпадающие с оптимумом развития. В этих температурных границах скорость развития более или менее пропорциональна температуре, и поэтому можно легко подобрать несколько кривых, вполне соответствующих экспериментальным данным. В зоне же очень высоких или очень низких температур закономерности значительно сложнее (Мартини, 1928).

2. Исследователи обычно учитывают лишь среднюю скорость развития, тогда как *индивидуальные колебания* скорости роста весьма значительны; многие не уделяют достаточного внимания статистической обработке полученных данных, в большинстве случаев довольствуясь построением кривой на основании сильно разбросанных точек; поэтому аргументы, приводимые в многочисленных спорах, возникающих по поводу точности форм кривых, часто являются мало обоснованными. Необходим отбор более однородного материала, так как насекомые реагируют на повышение температуры весьма различно; однако это условие обычно не выполняется.

3. Выращивание насекомых при постоянной температуре, вероятно, не соответствует нормальным физиологическим условиям. Температурный оптимум, конечно, различен для разных стадий развития насекомых одного и того же вида, и выбор определенной и постоянной температуры всегда произволен. В природе предпочитаемая температура должна изменяться с возрастом насекомого, и личинки различных стадий не должны развиваться при одной и той же температуре. В связи с вышеизложенным можно считать, что практическое значение полученных до настоящего времени кривых сомнительно, а поиски единой оптимальной температуры бесплодны, так как для разных стадий оптимумы различны.

4. В течение развития одного и того же насекомого могут наступать кратковременные периоды, во время которых протекают митозы, и более длительные периоды, в течение которых клетки увеличиваются в объеме без деления. Можно ли предположить, что действие температуры на два столь различных процесса удастся выразить одной и той же простой кривой.

Во всяком случае, по этому поводу было высказано одно за другим несколько предположений.

1) *Ускорение* развития пропорционально температуре. Это ускорение графически изображается обращением гиперболы, отражающей зависимость между температурой (ордината) и временем (абсцисса). Полученная таким образом кривая пересекает ось температур в точке, называемой «нулем развития», которая, однако, не всегда совпадает с экспериментально установленным порогом развития (Кузен, 1935; Гайар, 1935).

2) *Логарифм ускорения пропорционален температуре.* Эту закономерность можно выразить следующей формулой:

$$Q_{10}=\frac{V_1}{V_2}\times\frac{10}{t_1-t_2}$$

(правило Вант-Гоффа и Аррениуса), чтобы сопоставить процессы, происходящие в живых организмах, с химическими реакциями, для которых эта закономерность была установлена.

3) *Логарифм ускорения пропорционален величине, обратной абсолютной температуре,* или

$$V_2=V_1e^{\frac{\mu}{2}\left(\frac{1}{T_1}-\frac{1}{T_2}\right)},$$

где V_1 и V_2—скорости развития при абсолютных температурах T_1 и T_2; e—основание натурального логарифма и μ—константа, иногда называемая «температурным коэффициентом», который сильно изменяется в зависимости от физиологического состояния животного.

4) *Логарифм ускорения пропорционален логарифму температуры.*

5) Кривая, являющаяся *обращением цепной линии*, может выразить зависимость скорости развития от температуры лучше, чем другие кривые (Яниш, 1928). Это было проверено в ряде случаев (*Sitona*—Андерсен, 1930; *Lymantria*—Брандт, 1936; *Anopheles*—Хуффейкер, 1944).

6) Зависимость развития от температуры выражает *цепная линия*, а не ее обращение (*Contarinia nasturtii*—Ноль 1942).

7) *Экспоненциальная формула Прадхана* (1945)

$$y = y_0 e^{-ax^2},$$

где y_0 выражает максимальную величину индекса развития при температуре T (индекс развития представляет собой величину, обратную продолжительности определенного периода развития, как, например, фаза личинки, куколки и т. д.); y—тот же индекс при данной температуре t; $x = T - t$; e —основание натуральных логарифмов; a—константа, выражающая весьма удовлетворительно скорость развития в зависимости от действия температуры у *Earias* и *Schistocerca*. Существует прибор, позволяющий непосредственно переводить измерения регистрирующего термометра в меры развития («биограф», или «биометр»). Основное преимущество формулы Прадхана состоит в том, что ее можно применять при изучении скорости развития в условиях изменяющейся температуры.

8) Формулу

$$\frac{1}{y} = \frac{K}{1 + e^{a - bx}},$$

где $\frac{1}{y}$—величина, обратная длительности развития насекомого (для определенной стадии) при температуре x, а K, a и b—константы, можно вполне удовлетворительно применять при определении скорости развития различных двукрылых и *Ephestia* (Дэвидсон, 1944).

Однако, как уже указывалось, недостаток большинства этих формул заключается в том, что они выражают данные, соответствующие только середине кривой, а не крайним ее точкам (развитие при наиболее высоких и низких температурах); в последних условиях экспериментальные результаты сильно отклоняются от теоретически выведенных графиков (Уваров, 1931; Прохнов, 1907; Сандерсон, 1910; Крог, 1914; Белерадек, 1935).

Мы считаем, что вместо поспешного выведения математических формул на основании данных, представляющих собой лишь суммарный результат большого количества очень сложных явлений, следовало бы изучить влияние температуры на различные функции определенного насекомого, а затем попытаться интегрировать полученные данные, чтобы понять общий механизм влияния температуры на скорость развития.

Влияние колебаний температуры. В некоторых случаях колебания температуры, даже если она опускается ниже порога развития (а может быть, именно в этом случае), могут оказывать благоприятное влияние на рост. Например, рост личинок *Calliphora* слабо, но определенно ускоряется под влиянием колебаний температуры (Пэйрс, 1927). То же самое наблюдается у *Prosagrotis orthogonia* (Кук, 1927), у *Contarinia nasturtii* (Ноль, 1942), у *Carpocapse* (Шелфорд, 1927—1929) и у личинки кобылки *Melanoplus*, развитие

которой при температурах, колеблющихся между 32 и 12°, идет гораздо быстрее, чем при постоянной температуре 32°. Ускорение более заметно в том случае, когда нижний предел температуры оказывается ниже порога развития (Паркер, 1929—1930).

Если нижний предел температуры выше порога развития, то разницы в скорости роста не наблюдается, а иногда даже происходит задержка развития (Кожанчиков, 1946). Если саранча *Locusta migratoria* развивается при постоянной температуре (30° для личинок и 35° для взрослых), то удается получить не более трех поколений, тогда как при колебаниях температуры (26—30° для личинок и 20—37° для взрослых) можно получить неограниченное число поколений (Шовен). У комара *Anopheles quadrimaculatus* и *Polychrosis botrana* под влиянием колебаний температуры также происходит ускорение развития, повидимому, определяемое, во всяком случае, в известных пределах, размахом колебаний (Хуффейкер, 1944; Штельвааг, 1940). Однако интересно отметить, что колебания температуры не оказывают благоприятного действия на развитие жука *Popillia* (Людвиг, 1932) и тлей, обитающих на злаках (Хидли, 1940); данные об ускорении окукливания *Carpocapsa* под действием температурных колебаний также сомнительны. Во всяком случае, более глубокие исследования влияния температурных колебаний, безусловно, были бы плодотворными. Имеющиеся в нашем распоряжении данные показывают несостоятельность выводов некоторых авторов, которые говорят о средней температуре, в то время как они изучают рост насекомых при изменяющихся температурах (Уваров, 1931).

Верхний температурный предел (верхняя летальная точка). Имеются некоторые данные, показывающие возможность существования насекомых при высоких температурах; личинок *Chironomus* обнаруживали в горячих источниках при температуре 49—51° (Брюэс, 1927), а личинки сырной мухи *Piophila casei* могут находиться в течение 1 часа при температуре 52° (Смарт, 1925). Взрослые особи блохи *Xenopsylla* при температуре 40,5°, а личинки их при температуре 39,5° выживают не более 1 часа (Мелленби, 1932). Тепловое окоченение, непосредственно предшествующее смерти у взрослых комнатных мух, наступает при температуре около 45—46,5°, у жигалки *Stomoxys*— около 43,5° и у *Fannia*—около 39—41° (Нишульц, 1933). Личинки мух лучше переносят нагревание, если их выращивают при более высокой температуре (Дербенева-Ухова, 1940). Чувствительность к высоким температурам увеличивается с возрастом; для двукрылых удалось установить наличие линейной зависимости между логарифмами времени экспозиции и верхней летальной точкой. Впрочем, иногда смерть наступает лишь через длительный срок после действия высокой температуры; смертность особенно высока в период гистогенеза (Ларсен, 1943).

По уровню верхней летальной точки насекомых можно разбить на следующие группы (Бэкстон, 1933).

1) Насекомые, верхний температурный предел которых остается постоянным при любой влажности воздуха (нимфы *Rhodnius prolixus*, взрослые особи блохи *Xenopsylla cheopis* и клопа *Cimex lectularius*).

2) Насекомые, теряющие в сухом воздухе так много влаги, что их верхний температурный предел в сухом воздухе ниже, чем во влажном (личинки блох *Xenopsylla*, взрослые особи вшей *Pediculus* и мух *Lucilia*).

3) Насекомые, выживающие дольше в сухом воздухе, чем во влажном (личинки мучного хрущака последних стадий развития).

Причина смерти, наступающей при температурах, превышающих верхнюю летальную точку, не ясна. Очень высокое и очень низкое парциальные давления кислорода ускоряют гибель насекомых, среднее парциальное давление кислорода (10—20%) задерживает наступление смерти.

Это указывает на то, что причиной гибели, быть может, является избыточное накопление метаболитов при высоком давлении кислорода или недостаточное окисление их при низком давлении (Френкель и Герфорд, 1940).

Нижний температурный предел (нижняя летальная точка). Устойчивость к низким температурам у насекомых весьма различна. Удалось установить несколько влияющих на нее факторов:

1) Наиболее важным фактором, повидимому, является *содержание воды* в тканях. Однако следует различать содержание свободной воды и воды, адсорбированной коллоидами протоплазмы, что имеет особенно большое значение при низкой температуре, а также воды, связанной в солях или ионах. Связанная вода сохраняется при переохлаждении насекомого до —20°. К низким температурам, повидимому, более устойчивы те насекомые, в теле которых содержится меньше свободной и больше связанной воды, и с понижением температуры значительно уменьшается относительное содержание свободной воды. У нимф кобылки *Chortophaga*, находящихся на холоду, содержание воды падает с 79 до 65% и остается на этом уровне в течение всей зимы (Бодин, 1921). У жука *Popillia* содержание воды в течение зимы уменьшается, в то время как устойчивость к холоду пропорционально возрастает; после экспериментального обезвоживания этих жуков они могут сохранять жизнеспособность при температуре —28° (Пэйн, 1927). У личинок *Lucilia* нижняя летальная точка снижается с —2 до —10° в период потери воды, предшествующий окукливанию (Кузен, 1932).

Однако и эти данные (как и любые биологические явления) не следует обобщать; у гусениц *Ephestia*, начиная с последней стадии развития, содержание воды остается постоянным в течение всей активной жизни, перед окукливанием и во время него, тогда как их устойчивость к холоду в течение этих трех периодов довольно сильно варьирует; у *Leptocoris*, обезвоженных хлористым кальцием (при этом потеря веса у них достигает 20%), нижняя летальная точка не изменяется, так же как и у клопов *Chorochroa*, у которых во время зимовки, наступающей после периода питания, содержание воды в теле возрастает от 53 до 57% (Салт, 1936).

2) *Содержание жиров* играет также большую роль. Так, например, личинки жука ксилофага *Plagionotus arcuatus*, в теле которых содержится 54,12% воды и 14,36% жира, выдерживают температуру —17,5°, в то время как пчелы, в теле которых содержится много воды (74,05%), но мало жиров (2,66%), гибнут при — 7° (Сахаров, 1930).

3) Представители различных *рас* одного и того же вида могут обладать весьма различной устойчивостью к холоду. Так, колорадские жуки (*Leptinotarsa*) привезенные в Чикаго из штата Аризона, гибнут в течение зимы, в то время как местные формы выживают. Это объясняется тем, что в организме первых лучше удерживается вода, чем в организме вторых, и их тело не обезвоживается перед наступлением холодов.

4) Большое значение имеет также *физиологическое состояние* насекомого, в особенности диапауза; например, яйца, личинки и взрослые особи в состоянии диапаузы более устойчивы к холоду, чем насекомые, находящиеся в активном состоянии; это отчасти обусловливается высоким содержанием жиров (саранчевые—Бодин, 1932) и низким содержанием воды (*Chortophaga*, см. выше). Некоторые насекомые во время зимовки выживают при температуре —50°. Различная устойчивость к холоду древоточца *Cossus cossus* в разные времена года, повидимому, также связана с явлением диапаузы. Гусеница этого насекомого зимой выживает при —20°, а весной погибает при —17° (Гиляр и Портье, 1926); полужесткокрылое *Perillus bioculatus* зимой гибнет лишь при температуре ниже —17°, а весной—при температуре ниже —10° (Найт, 1922).

5) Для изменения летальной точки достаточно *укола* булавкой или включения термопары; жуки-зерновки *Bruchus*, гибнущие обычно при температурах от —15 до —20°, после укола иглой погибают при температурах от —8 до —10° (Бахметьев, 1899).

6) Нижняя летальная точка изменяется также в зависимости от *скорости снижения температуры*, но это изменение различно у разных видов насекомых (Бахметьев, 1901). Наблюдения над яйцами тутового шелкопряда (Версон, 1871) и над другими насекомыми показывают, что резкое падение температуры гибельно для насекомых и что они гораздо лучше переносят медленное равномерное снижение температуры.

7) *Попеременное замораживание и оттаивание* вызывает гибель насекомых, так как при этом не наступает состояния «переохлаждения» и ткани полностью промерзают (Бахметьев). Этим объясняется, почему после мягкой зимы наблюдается меньшее количество насекомых, чем после суровой.

8) Нижняя летальная точка, так же как и предпочитаемая температура, изменяется при *акклиматизации*. У жуков *Synchroa punctata*, содержавшихся на холоду, нижняя летальная точка в 2 раза ниже, чем у контрольных, выращенных при обычной температуре (Пэйн, 1927). Влияние акклиматизации, несомненно, связано с действием *биотопа*, который, согласно некоторым наблюдениям, определяет уровень летальной точки; так, тропические виды насекомых и амбарные вредители гибнут при температуре, значительно превышающей 0°.

Причины гибели насекомых при низких температурах еще не выяснены; гибель пчел, быстро наступающую при температурах между 1 и 8°, объясняют нарушением обмена сахаров; при 1° ткани остаются живыми, но всасывание пищи в кишечнике прекращается—и пчела погибает от голода (Калабухов, 1934).

Ткани насекомых, например гусениц, могут еще поглощать кислород при температуре —12° (Кожанчиков, 1935). Причиной смерти считают также обезвоживание или повреждение тканей, вызываемые образующимися кристаллами льда (Салт, 1936).

ВЛАЖНОСТЬ

Данные о содержании воды в теле насекомых были приведены выше (см. главу IV).

У некоторых насекомых удалось определить *минимальное содержание воды в организме, при котором они могут жить.*

Таблица 56

СОДЕРЖАНИЕ ВОДЫ В ОРГАНИЗМЕ ЛИЧИНОК РАЗЛИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ, %

Вид	Содержание воды в обычных условиях	Содержание воды, при котором наступает смерть	Автор
Popillia	81	55—59	Людвиг и Ландсман (1937)
Leptinotarsa	Около 75	60	
Tenebrio			Людвиг
Rhodnius			Бэкстон (1940)
Ephestia			Шпейхер (1931)
Chortophaga	79	56—59	Бодин
Schistocerca gregaria	76	35 (содержание, еще не приводящее к гибели)	Милло и Фонтэн (1937)
Termopsis	74—80	68	Кук и Скотт (1932)

Однако, как уже было сказано выше, вода, содержащаяся в организме насекомого, находится в различном физическом состоянии. Так, у жука *Sitophilus granarius*, в тканях которого содержится весьма незначительное количество воды (около 50%), половина ее связана коллоидами цитоплазмы (см. выше). Напротив, в организме насекомых, пища которых богата влагой, содержится 58—92% воды, причем связанной воды—лишь 3—9% (Робинзон, 1928). Потеря веса, которую насекомое может вынести, также весьма различна у разных видов насекомых.

Таблица 57

ПРЕДЕЛЬНАЯ ПОТЕРЯ ВЕСА, % ОТ ИСХОДНОГО ВЕСА

Вид	Предельная потеря веса	Автор
Sphinx ligustri (куколки) . .	80	Бахметьев (1907)
Tenebrio (личинки)	52	Хэлл (1922)
Leptinotarsa (взрослая особь)	50 (в зависимости от того, находится насекомое в состоянии диапаузы или в состоянии нормальной активности)	Брайтенбехер (1938)
Cotalpa lanigera	26	Брайтенбехер (1938)
Lachnosterna	15	Брайтенбехер (1938)

Совершенно очевидно, что сохранение содержания воды в организме в большой степени определяется влажностью атмосферы: таким образом, возникает проблема оптимальной влажности.

Оптимальная влажность. Определение оптимальной влажности сопряжено с теми же трудностями, как и определение оптимальной температуры; можно заранее утверждать, что существует не одна, а несколько оптимальных влажностей в зависимости от физиологического состояния и возраста насекомого. В литературе имеются некоторые данные о вредном действии низкой влажности, но данные о непосредственном вредном действии высоких влажностей—вплоть до точки насыщения—отсутствуют; в изученных до сих пор случаях смерть насекомых обычно наступала вследствие заражения грибами, а не по причине чрезмерной влажности. Таким образом, оптимальная влажность, быть может, имеет нижнюю границу, но не имеет верхней.

Результаты наблюдений над саранчевыми довольно противоречивы. Некоторые авторы считают (Паркер, 1930), что слишком высокая влажность является основным фактором, ограничивающим размножение саранчи (вследствие развития на них грибов). Собственные наблюдения автора показали, что *Schistocerca gregaria* очень плохо переносит повышенную влажность (Шовен, 1941), тогда как Боденгеймер (1930), напротив, установил, что продолжительность жизни этого насекомого регулярно увеличивается с возрастанием влажности от 0 до 100%.

Следует также отметить различие между гидрофильными муравьями, например *Tetramorium*, которые могут жить лишь при наличии влажности, близкой к точке насыщения (за исключением очень низких температур), и обитающими на поверхности земли *Leptothorax*, границы выживаемости которых более широки (Гёссвальд, 1938).

Пределы влажности, при которых происходит *вылупление* насекомых из яйца, часто более узки, чем те, при которых происходит его развитие. Это вполне понятно, так как яйцо предохраняется от высыхания непроницаемой оболочкой (хорион), а тело личинки не защищено, и после прогрызения хориона ей необходимы условия соответствующей влажности. При

Таблица 58

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ВЫЖИВАНИЯ И РАЗВИТИЯ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СТЕПЕНЯХ ВЛАЖНОСТИ

Вид	Продолжительность выживания и развития	Автор
Chortophaga (куколки и взрослые особи)	Выживают 5—6 дней при любой влажности	Людвиг (1937)
Tribolium (куколки)	Оптимум от 0 до 25% влажности	Хидли (1946)
Sisotroga (куколки)	Развитие происходит при 72% влажности в течение 12 дней, при 100% — в течение 17 дней	Хидли (1946)
Popillia (личинки)	Выживают при 0% влажности в течение 4 дней, при 82% — в течение 23 дней	Хидли (1946)
Tetramorium coespitum	Выживают в течение неопределенно долгого времени при 100% влажности; гибнут при 90%	Гёссвальд (1938)
Isotoma viridis	Выживают при 10% влажности в течение 20 мин., при 50% — в течение 1 часа	Девис (1928)
Tomocerus vulgaris	Выживают при 100% влажности неопределенно долгое время	Девис (1928)

низких влажностях большое число личинок погибает, либо ослабевая от чрезмерной потери воды, либо вследствие того, что они не в состоянии прогрызть затвердевающий в сухой атмосфере хорион.

Роль испарения в поддержании определенного содержания воды в организме. *Исследование зависимости между испарением и содержанием воды* (по Рамсею, 1935). В трехгорлую колбу емкостью 1,5 *л* наливают тонкий слой серной кислоты или раствора гранулированного едкого кали следующей концентрации (в зависимости от желательной степени влажности):

Относительная влажность, %	Гранулированный едкий кали, *г* на 100 *см*³ воды	Удельный вес
90	15	1,115
80	25	1,175
50	52	1,335
20	87,5	1,490
10	110	1,570

Можно также приготовить маточный раствор серной кислоты, смешанной с равным объемом воды (после охлаждения удельный вес смеси равен 1,550):

Относительная влажность, %	Маточный раствор, *см*³	Дестиллированная вода, *см*³	Удельный вес
20	709	114	1,486
30	686	226	1,41
40	539	306	1,38
50	514	420	1,33
60	374	396	1,295
70	348	510,3	1,25
80	294	640	1,19
90	161	712	1,125

В среднее горлышко колбы вставляют медленно вращающуюся пропеллерную мешалку; на стержень мешалки возможно плотнее надевают резиновую пробку, обильно смазанную жиром, для предотвращения проникновения в колбу воздуха. В другое горлышко колбы вставляют термометр, а в третье горлышко вводят неподвижно закрепленное насекомое и колбу помещают в термостат при 10°.

Дефицит влажности. *Дефицит влажности* определяется весом водяных паров, недостающих для полного насыщения 1 *л* воздуха в данных экспериментальных условиях. Он выражается следующей формулой:

$$d = \frac{F-f}{1+t} \cdot 0{,}00106 \text{ г},$$

где f—парциальное давление водяного пара в определенный момент, а F—максимальное парциальное давление его при температуре t опыта. *Относительная влажность* выражает отношение парциального давления водяного пара в воздухе в момент наблюдения к максимальному парциальному давлению его при данной температуре. Все эти величины вычисляются при помощи таблиц с применением гигрометра Аллюара или психрометра.

К насекомым пытались применить закон Дальтона, согласно которому испарение на поверхности воды пропорционально дефициту влажности в атмосфере. Действительно, потеря воды тем больше, чем ниже влажность, и скорость испарения при различных влажностях сравнима только при постоянной температуре. Однако закон Дальтона, очевидно, неприменим к насекомым вследствие наличия сложных физиологических факторов, влияющих на процесс потери воды из их организма.

Следовательно, проще учитывать относительную влажность. Например, если у некоторых насекомых (Бэкстон, 1931; личинки *Musca*, *Lyperosia* и *Stomoxys*—Ларсен, 1943) продолжительность выживания при низких влажностях более или менее пропорциональна дефициту влажности, то у клопа *Cimex*, напротив, отношение между средней продолжительностью выживания голодающих особей и дефицитом влажности при различных температурах (между 7 и 15°) выражается гиперболой, которая имеет тенденцию превращаться в прямую при более высоких температурах (Джонсон, 1940). При одинаковом дефиците влажности потеря воды может быть меньше при низких температурах, чем при высоких (*Xenopsylla*—Мелленби, 1935; яйца *Lucilia*—Эванс, 1934; *Cimex*—Джонсон, 1932). Кроме того, действие различных факторов, оказывающих влияние на испарение в различных экспериментальных условиях, не одинаково.

1) *Диффузия* воды изменяется, согласно физическим законам. В очень сухом воздухе потеря воды организмом насекомого иногда меньше, чем можно было бы ожидать (*Chortophaga*—Бодин, 1921; *Cimex*—Мелленби, 1932; куколки *Millionia*—Коидсуми, 1934). Возможно, что диффузия воды через стенки трахей является фактором, регулирующим потерю воды, который сильно варьирует в зависимости от вида насекомого (Мелленби, 1935).

2) *Проницаемость кутикулы* также может увеличиваться с повышением температуры. У таракана *Periplaneta orientalis* с повышением температуры наблюдается очень резкое изменение проницаемости кутикулы. Мы уже отмечали, что жировой слой эпикутикулы, препятствующий потере воды, очень быстро исчезает при температуре около 30° (Рамсей, 1935). Некоторые участки кутикулы, впрочем, более проницаемы; так, у взрослых особей *Gastrimargus* (Коидсуми, 1934) 70% воды испаряется через межсегментные мембраны.

3) *Приспособления, закрывающие дыхальца*, также препятствуют потере воды. Путем смазывания вазелином кутикулы или дыхалец гусеницы

тутового шелкопряда (Коидсуми, 1934) удалось определить, что до 66% общего количества водяных паров проходит через дыхальца. Чтобы объяснить уменьшение испарения в очень сухом воздухе, приходится допустить наличие активной регуляции испарения; возможно, что в этих условиях дыхальца остаются закрытыми более продолжительное время, чем обычно; однако другие авторы считают, что при этом бо́льшую роль играет диффузия (см. выше).

4) Все процессы, вызывающие *повышение обмена*, как, например, принятие пищи, овогенез, повышение активности и т. п., увеличивают потерю воды (Коидсуми, 1934). Таракан в возбужденном состоянии теряет вдвое больше воды, чем в состоянии покоя (Рамсей, 1935). Повышение температуры приводит к увеличению вентиляции и, следовательно, также к увеличению потери воды, даже в том случае если влажность остается постоянной.

5) При очень высоких влажностях наблюдаются другие аномалии (Бэкстон, 1931). Куколки *Millionia* в очень влажной среде и в условиях высоких температур теряют меньше воды, чем можно было бы ожидать (Коидсуми, 1934). У голодающих гусениц моли *Tineola*, личинок мучного хрущака (Мелленби, 1932) и *Chortophaga* (Людвиг, 1937) вследствие увеличения содержания воды при высокой влажности общий вес тела увеличивается на 15%. Однако абсорбция воды гигроскопичными веществами зависит лишь от относительной влажности (Мелленби, 1932); у *Chortophaga* эта абсорбция воды прекращается при влажности ниже 82% (Людвиг, 1937), а у *Tenebrio*—при 88% (Мелленби, 1932). У *Tenebrio* такая абсорбция воды происходит, когда насекомое не может поедать собственные крайне гигроскопичные экскременты; вода, повидимому, фиксируется окончаниями трахей (Мелленби, 1932). Это явление наблюдается не у всех насекомых: оно отсутствует у *Cimex*, *Termopsis* (Кук и Скотт, 1932) и личинок *Popillia* (Людвиг и Ландсман, 1937), даже в атмосфере, насыщенной водяными парами (Уигглсуорз).

Водный баланс. У насекомых содержание воды в организме регулируется различными способами. Прежде всего оно получает воду из пищи. Такие насекомые, как пчелы и мухи, выделяющие жидкие экскременты, должны пить чаще, личинки же мучного хрущака, выделяющие совершенно сухие экскременты, могут жить, питаясь очень сухой пищей. Насекомые, обитающие в пустыне, получают воду при поедании мертвых растительных остатков, поглощающих влагу из воздуха ночью, когда температура падает и влажность повышается (Бэкстон, 1924). Предполагают также, что личинки мучного хрущака поглощают так много пищи только для того, чтобы извлечь небольшое количество содержащейся в ней воды. Клопы *Cimex* восстанавливают свой водный баланс за счет воды пищи и при обилии последней могут жить при любых условиях влажности. Вода или водяные пары могут поглощаться также кутикулой, кроме того, организм может удерживать воду, образующуюся при окислении водорода пищи или запасных веществ. Полное сгорание 100 *г* жиров дает до 105 *г* воды. Эта *метаболическая* вода, безусловно, играет важную роль у *Tenebrio* (Бэкстон, 1930) и платяной моли (Бэбкок, 1912). Некоторые авторы даже предполагали, что у этих насекомых при обезвоживании организма повышается обмен, вследствие чего сохраняется их водный баланс; однако это весьма сомнительно, так как повышение обмена влечет за собой увеличение вентиляции, что приводит, в свою очередь, к увеличению испарения (Мелленби, 1936). С другой стороны, многие процессы способствуют потере воды; например, испарение и выделение воды с экскрементами (эта вода энергично поглощается обитателями сухих биотопов—*Tineola* и *Tenebrio*). Обычно именно потеря воды приводит к гибели наземных насекомых; например, клопы *Cimex* теряют воду всегда, за исключением пребывания в атмосфере, насыщенной ее парами (Мелленби, 1932). Впрочем,

у некоторых насекомых регуляция водного баланса хорошо развита (*Tenebrio*); удержание воды в организме иногда может быть даже чрезмерным; личинка мучного хрущака в чрезвычайно сухой атмосфере может поддерживать постоянное содержание воды в организме в течение 1 месяца (Бергер, 1907; Бэкстон, 1930), если же повысить относительную влажность до 70% при температуре 30—37°, при которой обмен протекает весьма энергично, то личинка не в состоянии выделять метаболическую воду, и содержание последней в организме чрезмерно повысится (Мелленби, 1932).

Гусеница *Tineola*, выращенная в сухой среде, теряет воду и вновь поглощает ее во влажных условиях (Мелленби, 1932; Уигглсуорз).

СОВМЕСТНОЕ ВЛИЯНИЕ ВЛАЖНОСТИ И ТЕМПЕРАТУРЫ

Разные сочетания изменений температуры и влажности могут различно влиять на *выживаемость* или на *скорость развития* насекомого.

Выживаемость. Выживаемость насекомых при различных температурах прежде всего зависит от *влажности воздуха*. Холодная, влажная атмосфера (очень слабое испарение) может вызвать более быстрое понижение температуры тела, чем холодная и сухая атмосфера, так как в первом случае увеличивается теплопроводность. В сухой и теплой атмосфере происходит усиленное испарение, понижающее температуру периферических участков тела и препятствующее гибели холоднокровных животных от теплового удара. Эти замечания дают возможность понять причину упоминаемых в литературе значительных вариаций верхней летальной точки; многие исследователи, повидимому, недостаточно тщательно учитывали влажность воздуха в течение опыта.

Продолжительность выживания обычно пропорциональна *величине* тела. В самом деле, степень нагревания тела пропорциональна площади его поверхности, тогда как теплоотдача пропорциональна объему испаряемой воды. С уменьшением величины тела отношение объема к поверхности также уменьшается, и у очень мелких насекомых температура тела могла бы снижаться лишь за счет испарения большего количества воды, чем содержится в организме насекомого; следовательно, указанный выше механизм в этих условиях не играет никакой роли.

При летальных температурах влажность не влияет на выживаемость вши и крысиной блохи *Xenopsylla*, если опыт длится не более часа. Выживаемость мелких личинок *Tenebrio*, также не зависит от влажности, и при любой ее степени летальная температура сохраняется на уровне 42°. Однако крупные личинки, весящие более 100 *мг* в сухом воздухе, могут выдерживать температуру 43°, потому что их тело охлаждается вследствие испарения воды (Мелленби, 1932). В *продолжительных опытах* (24 часа) влажность оказывает противоположное действие, так как испарение чрезмерно снижает содержание воды в организме. Во влажном воздухе насекомое может жить дольше, чем в сухом; *Periplaneta orientalis* выдерживает в течение 24 час. температуру 37—39° во влажном воздухе и только 34—36°—в сухом (Гэнн, Косуэй, Нотлей и Кеннеди, 1936; Нехелес, 1924). Если же у насекомого регулируется содержание воды в организме (*Tenebrio*), то разницы между продолжительными и короткими опытами не наблюдается. Например, личинка мучного хрущака при 90% влажности выдерживает температуру 38,5° в течение 24 час. Вши *Pediculus* при 90% влажности переносят температуру 38°, а при 0%—33°; *Lucilia* соответственно—36 и 32°, а личинки *Xenopsylla*, совершенно не переносящие обезвоживания,—36 и 22° (Мелленби, 1932). Действие температуры и влажности неоднократно изображали в виде комбинированных графиков—термогигрограмм (Кожима, 1934; Али, 1934).

Повышение температуры стимулирует *обмен*, и поэтому возможно, что смерть некоторых насекомых при температуре, близкой к верхней летальной точке, происходит от *истощения пищевых запасов*. В опытах, продолжающихся 1 час, не наблюдается разницы между выживаемостью голодных и сытых личинок *Pediculus*, но в опытах, длящихся в течение суток, голодные личинки погибают при более низкой температуре, чем сытые (Мелленби, 1934; *Trialeurodes*—Вебер, 1931; Уигглсуорз).

Развитие. Только у *некоторых насекомых скорость развития не зависит от влажности* (*Cimex*, *Thermobia* и *Tineola*). У ряда других насекомых скорость развития не зависит от влажности лишь в определенных температурных пределах. Например, кривая, изображающая зависимость развития *Habrobracon juglandis* от влажности, при 30° представляет собой горизонтальную прямую; при 13,5° в условиях слишком высокой и слишком низкой влажности развитие задерживается (Меркс, 1933).

У некоторых видов насекомых *низкая влажность задерживает развитие при любой температуре*. Однако при условиях, считающихся оптимальными, влияние влажности менее значительно; так, например, у *Tineola biseliella* низкая влажность вызывает удлинение периода развития от яйца до имаго, причем действие ее сказывается сильнее, если гусеница голодает (Грисуолд, 1944).

У большинства членистоногих при температурах, превышающих оптимальную, пределы влажности, допускающей развитие, становятся более узкими и перемещаются в сторону более высоких влажностей (Джонсон, 1940; Людвиг и Андерсон, 1942). При температурах, ниже оптимальной, пределы влажности, допускающей развитие, также сужаются, оставаясь в области, близкой к оптимальной. Впрочем, пределы допустимой влажности, повидимому, беспрерывно меняются в зависимости от температуры.

ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА НАСЕКОМОГО

Исследованию температуры тела насекомого и ее относительной регуляции в зависимости от внешней среды посвящено довольно много работ. При вкалывании термопары в тело насекомого редко получаются те же показатели, что и на поверхности тела. Совпадение этих показаний наблюдается у *Periplaneta* при температуре между 10 и 20° (Нехелес, 1924), *Anomala expansa* между 15 и 30° и у *Orthetrum*—между 12 и 33° (Коидсуми, 1934). Для совпадения показателей необходимо, чтобы насекомое в течение продолжительного промежутка времени находилось в состоянии покоя и было защищено от прямого действия солнечных лучей. Обычно температура разных сегментов тела, особенно у некоторых крупных насекомых, варьирует в крайне широких пределах. Наиболее высокая температура всегда наблюдается в груди, так как в этом участке тела находятся летательные мышцы, роль которых в выработке тепла очень велика. Температура брюшка гораздо ниже. Например, у *Locusta migratoria* разница между температурой груди и брюшка достигает 5—6° (Гэнн, Перри, Сеймур, Телфорд и Йо, 1946). С другой стороны, если грудь и брюшко имеют различную окраску, что наблюдается очень часто, или если грудь покрыта волосками, в то время как брюшко голое, то к различию, связанному с расположением главной массы мышц, добавляется также различие в количестве поглощенных и отраженных лучей и в потере тепла. Следовательно, не приходится говорить об *определенной температуре тела* насекомого (за исключением очень мелких насекомых). Различные участки тела насекомого имеют различную температуру, обстоятельство, которому авторы не уделяют достаточного внимания. Кроме того, если учесть, что не всегда можно с точностью определить место, куда введена

термопара, и что само введение ее может изменить обмен, то приводимые ниже данные могут представиться несколько сомнительными.

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ТЕМПЕРАТУРУ ТЕЛА

Испарение. От 80 до 100% тепла теряется вследствие испарения; путем излучения теряется лишь 0—20% (*Anomala*, личинка *Clania*—Коидсуми, 1934). При низких температурах испарение очень мало и температура тела иногда выше температуры окружающей среды. У пчелы (рис. 74) при температуре окружающей среды, равной 5,5°, температура тела равна 10,2° (Пирш, 1923). Напротив, при высоких температурах, когда испарение увеличивается, температура тела оказывается ниже температуры воздуха; у таракана разница, уже ощутимая при 22°, становится весьма заметной при 32° (Нехелес, 1924). *Влажность воздуха*, уменьшая испарение, влияет на тепловой обмен; при низких температурах воздуха во влажной среде температура тела всегда выше, чем в сухой (Коидсуми, 1934). Вентиляция трахей, ускоряющая испарение, также влияет на температуру тела; у некоторых жесткокрылых температура тела живого насекомого может быть на 6° ниже температуры субстрата, а мертвого — на 2° выше (*Adesmia*—Бэкстон, 1924; Уигглсуорз).

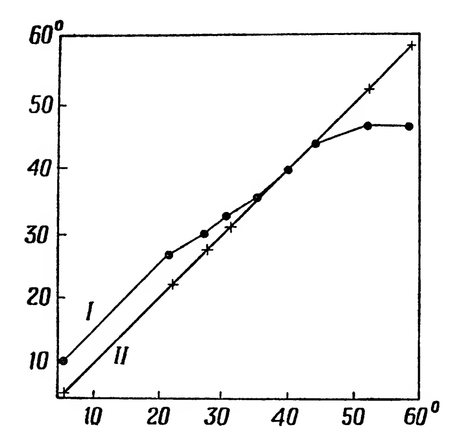


Рис. 74. Зависимость между температурой воздуха и температурой тела у пчелы.

I—температура тела; *II*—температура воздуха. По ординате—температура тела; по абсциссе—температура воздуха. (Пирш, 1923.)

Мышечная активность. Мы уже отмечали, что в участках тела, содержащих мышцы, температура значительно выше. Всякое увеличение активности, очевидно, действует в том же направлении. Так, держащиеся большими группами гусеницы крапивницы *Vanessa urticae* несколько более активны, чем одиночные, и температура их тела на 1,5—2° выше. Этого небольшого повышения температуры достаточно, чтобы сократить цикл развития этих гусениц на 3 дня; укорочение развития наблюдается также у скученно живущих мышей (Мозебах-Пуковский, 1937). Это явление, несомненно, должно быть более отчетливо выражено у гусениц южноафриканских бабочек, таких, как *Laphygma exempta*, у которых, так же как и у саранчи, явление фаз хорошо выражено (Матэ, 1942). Температура тела перепончатокрылых повышается с наступлением периода активности; у шмелей она поднимается до полудня и остается приблизительно на одном уровне до 15 час., после чего начинает снижаться (Стрельников, 1940). Однако у крупных чешуекрылых или жесткокрылых при движении крыльев температура груди поднимается и оказывается на 10° выше температуры брюшка (бражники—Жирар, 1869; шмели—Стрельников, 1940). Абсолютные величины температуры груди могут быть при этом очень высокими; температура груди у *Bombus alpigenus* достигала 27° при температуре окружающей среды 13° (Стрельников, 1940), а у самца *Saturnia pyri*—26° при температуре окружающей среды 18° (Бахметьев, 1899) и 41° во время полета (Доттвервейх, 1928). Волоски, густо покрывающие грудь этих чешуекрылых, очевидно, препятствуют потере тепла.

Микроклимат. Температура тела насекомого в основном зависит от биотопа и микроклимата среды, в которой оно находится. Как было показано

Гейгером (1942), различия между микроклиматом биотопов насекомых и микроклиматом, измеряемым на уровне человеческого лица, огромны. Благодаря тепловому излучению, отражаемому поверхностью почвы, температура тела насекомых будет тем выше, чем они мельче и чем короче их ноги. Температура тела, конечно, зависит также от продолжительности пребывания в определенной среде и от размера насекомого; средняя температура тела мелких саранчевых равна 27°, а у крупных 35°. Это различие, несомненно, связано с поглощением излучаемого тепла, не считая влияния испарения и дыхания. Последнее положение доказывается падением температуры в направлении от наружных к внутренним участкам тела; это падение у саранчи составляет 2,8—4,0° на 1 *см* (Мазек-Фиалла, 1941).

Лучистая энергия. Под действием видимого света и инфракрасного излучения температура тела поднимается выше температуры окружающей среды (Дуспива и Черни, 1934). Активность многих бабочек, обитающих на больших высотах (*Erebia*), зависит непосредственно от солнечного освещения: они не могут летать, когда солнце закрыто облаками. Ясно, что *окраска* тела определяет поглощение лучей. У особей черной расы *Calliptamus italicus*, выставленных на солнце, температура тела на 5—6° выше, чем у насекомых нормальной окраски (Бэкстон, 1924). Однако окраска, способствующая поглощению тепла в течение дня, облегчает его потерю в течение ночи (Рюккер, 1933). Насекомые способны до некоторой степени регулировать температуру тела, изменяя его положение по отношению к солнечным лучам; у личинок *Schistocerca gregaria* температура тела достигает 41,7°, когда тело их расположено перпендикулярно солнечным лучам, и лишь 38,3°, когда оно параллельно им (Френкель, 1929). Взрослые особи и личинки могут наклонять свое тело так, чтобы лучи падали на возможно бо́льшую поверхность его; пока не ясно, какую роль играют глаза и другие участки тела, чувствительные к свету, в реакции насекомого на тепловое и световое излучение (Френкель, 1929; Волконский, 1939).

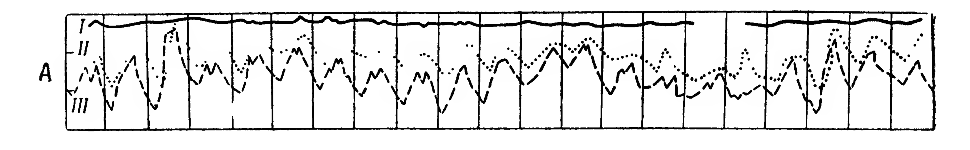
Надкрылья многих жесткокрылых и крылья некоторых чешуекрылых отражают инфракрасные лучи с длиной волны около 1 μ, т. е. той части спектра, которая обладает наибольшим количеством тепловой энергии (Рюккер, 1934). Эту особенность можно истолковать как защитное приспособление против чрезмерного нагревания. Повидимому, подобную же роль играет слой воздуха, находящийся под надкрыльями жесткокрылых, или металлическая окраска, обусловленная интерференцией (Крюгер и Дуспива, 1933; Дуспива и Черни, 1934).

Систематическое положение и стадия развития. Работы Жирара (1869) показали, что у взрослых форм насекомых, даже находящихся в состоянии покоя, температура тела редко бывает ниже температуры окружающей среды; что же касается личинок, то температура тела *Hemimetabola* часто или равна, или немного выше температуры воздуха. У *Holometabola* наблюдается то же самое, но гусеницы с голой кожей часто имеют температуру тела ниже температуры окружающей среды. У чешуекрылых и двукрылых температура тела выше, чем у перепончатокрылых, но и у последних она всегда выше температуры окружающей среды.

РЕГУЛЯЦИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА У ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ

У всех насекомых наблюдается регуляция температуры тела (Боденгеймер, 1934), но особенно сильно она развита у общественных перепончатокрылых. У муравьев, а также, без сомнения, у медоносных пчел *Melipona* регуляция осуществляется благодаря тому, что входные отверстия в жилище в зависимости от его температуры то открываются, то закрываются.

Местоположение жилища также выбирается в зависимости от предпочитаемой температуры данного вида (рис. 75). Осы *Polistes* получают тепло, необходимое для выращивания молоди, за счет солнечных лучей и окружающего воздуха и охлаждают гнездо (а также, в случае надобности, и находящиеся поблизости предметы) взмахами крыльев (Вейраух, 1936). Температура пчелиного улья летом сохраняется на уровне 34—35°; расплод имеет свою собственную температуру, которая доходит до 45,5°; чрезмерное повышение температуры устраняется главным образом вентиляцией улья, движениями крыльев, а также, возможно, испарением приносимой пчелами воды (табл. 59). В течение зимы температура улья проходит



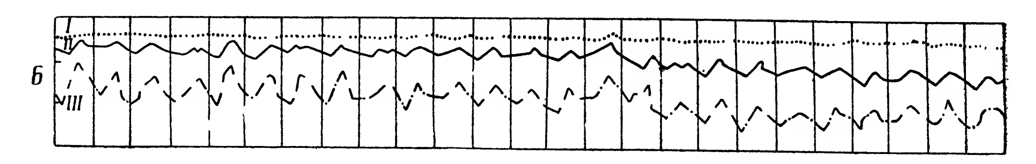


Рис. 75. Зависимость между колебаниями температуры в жилище насекомых и во внешней среде.

А—гнездо шершней: *I*—температура в гнезде шершней; *II*—температура в коробке, в которой находится гнездо; *III*—температура внешней среды. *Б*—гнездо ос и улей: *I*—температура в улье; *II*—температура в гнезде ос; *III*—температура внешней среды.

серию циклов (циклы Ламмерта), каждый из которых длится 22—23 часа. В течение этих циклов температура падает до минимума в 13°, затем быстро поднимается до 24—25° и снова постепенно понижается до 13°. Пчелы, находящиеся на поверхности роя, при температуре 13° приходят в состояние мышечной активности и делаются неподвижными при более высокой температуре. Обычно семья пчел в течение одного цикла Ламмерта потребляет в среднем 20 *г* сахару и выделяет 80 *кал*. В суровые зимы пчелы расходуют

Таблица 59

РЕГУЛЯЦИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ В ГНЕЗДЕ ОБЩЕСТВЕННЫХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ (из Гиммера, 1931)

Вид	Структура гнезда	Температура, оптимальная для развития молоди, °C	Средние колебания температуры гнезда, °C
Apis mellifica	Гнездо из воска, хорошо защищено; рабочие пчелы и расплод накапливают много тепла	34—36	0,55
Vespa vulgaris *Vespa crabro*	Гнезда с «бумажной» оболочкой; рабочие пчелы и расплод накапливают мало тепла	29,5—32	2,51
Polistes gallicus	Гнезда свободные, не защищенные; рабочие пчелы и расплод не накапливают тепла	34—37,5	Возможна лишь борьба с перегревом

почти все зимние запасы (Шульц, 1927). В гнезде шмелей температура иногда поднимается выше 30°, а температура тела насекомых, находящихся в гнезде,—выше 40° (Стрельников, 1940).

ДЕЙСТВИЕ ДРУГИХ ФАКТОРОВ НА РОСТ НАСЕКОМОГО

Барометрическое давление, ветер, ионизация воздуха, освещение— вот те факторы, которые должны иметь наибольшее влияние на выживаемость и развитие насекомого, и приходится удивляться, как мало исследованы действия этих факторов. До настоящего времени нет ни одной экспериментальной работы, посвященной влиянию барометрического давления на насекомых; известно только, что насекомые хорошо переносят даже наиболее сильные изменения давления (Уваров, 1931) и даже пребывание в вакууме (Шовен).

Облучение. Результаты небольшого числа исследований влияния интенсивности света весьма противоречивы. Некоторые изученные в этих опытах насекомые (*Drosophila*, *Pyrausta* и *Schistocerca*—Шовен), повидимому, могут развиваться в полной темноте. Лучи различной длины волны, несомненно, оказывают влияние на скорость развития, количество выделяемого шелка и число откладываемых яиц (чешуекрылые—Уваров, 1931). Особенно интересным представляется изучение действия зеленого и далекого инфракрасного излучения, поскольку лишь они проникают сквозь листву, под которой укрываются насекомые.

Рентгеновские лучи и γ-лучи дают почти одинаковые кривые смертности дрозофилы (Мюллер, 1939). Облучение рентгеновскими лучами дозой 390 r в течение 5—280 мин. показывает, что восприимчивость к лучам мало изменяется у куколок в возрасте 18—20 час., но затем увеличивается до момента вылупления. Интенсивность дыхания, повидимому, не связана с чувствительностью к лучам, поскольку дыхательный обмен куколок ранних стадий не изменяется под действием смертельной дозы рентгеновских лучей (Хеншау и Голомб, 1940). Смерть личинок *Calliphora*, в особенности ранних стадий развития, вызывается дозами в 700 000 r. При более слабых дозах процент окукливающихся особей возрастает обратно пропорционально интенсивности облучения; при дозе 30 000 r окукливаются все личинки. Однако куколки, получившие более 4 000—5 000 r, не заканчивают развития; дозы, слабее 1 000 r, не оказывают влияния на развитие. Комары *Culex* гораздо более восприимчивы к рентгеновским лучам, чем мухи *Calliphora* (Гальберштедтер, Годгабер и Гехт, 1943). Ускорение развития дрозофилы, которое иногда наблюдается после облучения, объяснить трудно (Уоддингтон, 1942). Воздействие β-частицами и γ-лучами радия с дозой примерно 100 000 r вызывает у взрослых особей *Tenebrio* усиление подвижности и смерть, наступающую через 2 месяца после облучения. Контрольные особи в это время не погибают (Гриммет и Херфорд, 1939).

О влиянии ветра и ионизации атмосферы не имеется никаких данных.

Недавно изучен фактор, также оказывающий влияние на развитие популяций насекомых,—это так называемый «групповой эффект». Его можно выявить двумя способами:

а) путем частого измерения интенсивности роста многочисленной популяции насекомых, например *Tribolium* или *Tenebrio*, и определением характера кривой, выражающей этот рост; этот метод применяли американские исследователи, и он дал хорошие результаты в работах Чэпмена, Парка, Алли и их сотрудников;

б) путем наблюдения над развитием небольшого числа насекомых, сгруппированных на очень ограниченном участке; удаляя органы чувств

и изменяя питание насекомых, можно изменить рост отдельных особей (Шовен, 1946).

Методом Парка удалось с точностью установить динамические закономерности роста популяции *Tribolium*. Одной из наиболее характерных закономерностей является наличие оптимума плотности для максимального роста популяции. Существование этого оптимума обусловливается различными факторами—оофагией, варьирующей в зависимости от плотности популяции, и плодовитостью самок, возрастающей с увеличением числа копуляций и уменьшающейся при наличии «обжитой» муки (муки, в которой уже жили *Tribolium*). В кривой нормального роста популяции *Tribolium* наблюдаются регулярные колебания; число яиц в культуре падает с увеличением числа

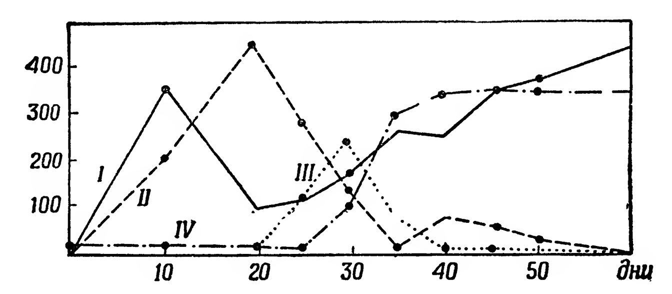


Рис. 76. Развитие популяции *Tribolium confusum* при 32 и 75% влажности.

I—яйца; *II*—личинки; *III*—куколки; *IV*—взрослые особи. По ординате—число особей; по абсциссе—время. (Из Чэпмена, 1931.)

личинок (рис. 76). На первый взгляд, это уменьшение можно объяснить оофагией, однако это явление, повидимому, более сложное и определяется рядом факторов (Чэпмен, 1931; Форд, 1937).

При помощи другого метода изучали влияние изоляции, замедляющей рост саранчи *Locusta migratoria* (Шовен, 1941), сверчка (Шовен, 1945) и бабочки *Euproctis* (Гризон, 1948) и ускоряющей рост таракана *Blattella germanica*. В последнем случае экскременты, постепенно загрязняющие пищу, *Blattella*, оказывают ускоряющее влияние на его рост, который тормозится раздражениями чувствительных органов антенн при сталкивании особей; при удалении антенн скорость роста скученных насекомых не отличается от скорости роста изолированных особей (Шовен, 1945).

Изолированные особи *Ptinus* потребляют меньше пищи, чем скученные (Гэнн и Найт, 1945).

Питание. Более или менее полное *голодание* оказывает самое различное влияние на рост. Кёлер специально исследовал это явление на амбарной огневке (*Ephestia kühniella*). При обильном питании 77% гусениц достигают имагинальной фазы; при недостаточном питании этот процент понижается. Уменьшение числа гусениц, заканчивающих развитие, вначале идет очень медленно, затем быстрее, причем оно не пропорционально уменьшению количества пищи. Кривая вылупления хорошо питающихся гусениц имеет две вершины, при частичном голодании высота вершин уменьшается и на кривой появляется несколько вершин. При хорошем питании самцы развиваются несколько медленнее самок; при недоедании это различие увеличивается. Продолжительность жизни бабочки, которая не питается, зависит от запасов, накопленных в теле гусениц; следовательно, при недостатке питания продолжительность жизни уменьшается, сначала медленно, а затем быстрее. Самцы живут всегда дольше, чем самки. Число откладываемых яиц зависит от питания.

Однако недоедание не всегда оказывает *вредное* влияние на развитие. При голодании гусениц непарного шелкопряда (*Lymantria dispar*) в течение 24 час. через каждые 2, 3 или 4 дня, они теряют в весе по сравнению с контрольными, тем больше, чем чаще дни голодовок. После возобновления нормального питания голодавшие гусеницы растут быстрее, чем контрольные, причем это различие тем больше, чем чаще были периоды голодания. В конце концов можно получить гусениц, превышающих по весу контрольных. Это явление ярче выражено у самцов, чем у самок. Продолжительность личиночной жизни, повидимому, увеличивается прямо пропорционально частоте периодов голодания, и чрезвычайное увеличение веса подопытных гусениц по сравнению с контрольными не зависит от удлинения срока их развития.

Что касается жесткокрылых, то некоторые личинки хрущака *Tenebrio molitor*, голодающие в течение последней стадии, развиваются быстрее, чем контрольные, а другие, напротив, медленнее. Различие полученных результатов объясняется наличием определенного критического периода; если насекомые подвергаются голоданию после этого периода, то последняя линька ускоряется (Крыжинецкий, 1941; Копец, 1922).

У двукрылых, например у *Calliphora erythrocephala*, частичное голодание вызывает задержку развития личинок и удлинение фазы куколки (Передельский и Пастухова, 1930); голодание личинок дрозофилы последних стадий развития не уменьшает продолжительности жизни имаго (Алпатов, 1932), по крайней мере, в том случае, когда личинки голодают на 2—3-й день после вылупления. Однако если личинки голодают в возрасте 24 час. (*D. melanogaster*) или до 5-дневного возраста (*D. hydei*), то окукливание их задерживается (Боденштейн, 1941).

Голодание личинок *Cimex lectularius* значительно удлиняет жизнь развившихся из них взрослых особей (Кемпер, 1930). На основании изложенных выше данных можно сделать заключение, что чередование благоприятных и неблагоприятных условий (питание и голодание, смена температур) больше способствуют развитию, чем непрерывное действие оптимальных условий (Штельваag, 1940). Это явление, повидимому, наблюдается у многих видов животных, так как умеренное голодание ускоряет также развитие тритона (*Triton cristatus*—Моргулис, 1912).

ДИАПАУЗА

Диапауза может наступить не только в фазе яйца, но и в фазе личинки, куколки и имаго. Следует строго различать истинную диапаузу и задержку развития, непосредственно вызванную неблагоприятными условиями среды или предшествующим действием неблагоприятных факторов; в последнем случае для возобновления развития достаточно восстановления оптимальных условий. Для прекращения диапаузы, напротив, необходимо действие фактора, несовместимого с оптимальными условиями, например резкого охлаждения или сильного теплового шока. Однако даже действием этих факторов часто бывает трудно или невозможно прервать диапаузу. Вследствие того, что различие между этими двумя типами задержки развития проводилось недостаточно четко, некоторые авторы не допускают существования у насекомых настоящей диапаузы и считают, что состояние покоя наступает не автоматически, что оно необязательно и всегда определяется действием неблагоприятных условий (Кузен, 1935). Это утверждение объясняется тем, что объектом изучения служили насекомые, у которых не бывает истинной диапаузы. Рубо предложил различать насекомых *гомодинамических* (почти равномерная скорость развития, без диапаузы) и насекомых *гетеродинамических* (развитие с диапаузой); его предложение поддержали многие

авторы. Однако не следует забывать, что между этими двумя группами насекомых могут существовать переходные формы (Бонмезон, 1945).

ГОМОДИНАМИЧЕСКИЕ НАСЕКОМЫЕ

Остановка развития вызывается действием различных факторов. Наиболее важными, повидимому, являются температура и влажность (*Lucilia*—Кузен, 1935). *Влажность* играет существенную роль в развитии кошенили, которая в сухой атмосфере может оставаться в неактивном состоянии в течение многих лет (*Margarodes*—Жиар, 1894; Балаховский, 1932; гусеницы бражников—Гомон, 1929; *Platyedra*—Скуайр, 1940). С другой стороны, чрезмерная влажность тормозит развитие *Lucilia* на стадии предкуколки (Кузен, 1932).

Что касается *температуры*, то если она падает ниже порога развития, то вызывает либо состояние зимовки (осенью), либо состояние летовки (летом). Последнее редко наблюдается у насекомых, обитающих в умеренном климате, и значительно чаще у насекомых, живущих в пустынях или полупустынях (Уваров, 1931).

Недостаток пищи не обязательно приводит к гибели насекомых, обычно очень выносливых по отношению к голоданию, но часто вызывает задержку развития (бражники—Гомон, 1929; Бонмезон, 1945). Действие *климатических условий* может осуществляться косвенно через кормовые растения. Это можно наблюдать на гусеницах *Loxostege sticticalis*, выращиваемых при 25°; зимой при кормлении огородной свеклой развитие их прерывается легче, чем при кормлении парниковой свеклой. Повидимому, в этом явлении играет роль количество воды в листьях, изменяющееся в зависимости от условий среды (Штейнберг и Каменский, 1936). Гусеницы *Antherea pernyi*, питающиеся молодыми листьями дуба, превращаются в бабочек в тот же год, тогда как при питании старыми листьями они зимуют в фазе куколки. Старые листья богаче молодых углеводами, азотом и таннином; количество воды в листьях, повидимому, влияния не оказывает (Золотарев, 1940).

Избыток *углекислого газа* избирательно останавливает (если исключено влияние влажности и температуры) развитие долгоносика *Bothynoderes punctiventris* (Каменский и Пайкин, 1939) и *Calliphora* (Девитц, 1924). Во всех упомянутых выше случаях восстановление оптимальных условий приводит к возобновлению развития.

ПЕРЕХОДНЫЕ ФОРМЫ ОТ ГОМОДИНАМИЧЕСКОГО К ГЕТЕРОДИНАМИЧЕСКОМУ ТИПУ

У некоторых насекомых скорость развития изменяется в разное время года, несмотря на то, что они находятся в постоянных условиях. Классическим примером может служить *Ephestia kühniella* (рис. 77), развитие которой зимой идет медленнее, хотя гусеницы и содержатся при одинаковой температуре и в муке постоянного состава (Гирке, 1932). Однако нет основания слишком поспешно делать вывод о наличии наследственного ритма роста, свойственного данному виду, пока не будут проведены опыты по перенесению насекомого в различные районы (восточные и западные). В самом деле, можно ли быть уверенным, что в эксперименте исключены все сезонные факторы, оказывающие влияние на скорость роста, как, например, циклические изменения барометрического давления, ионизации, магнетизма и т. п. Состояние зимовки у москитов *Phlebotomus papatasii* в основном зависит, повидимому, от условий среды, хотя наследственные факторы, безусловно, также играют роль; в течение лета прекращается развитие от 2 до 12% личинок, а охлаждение сильно увеличивает этот процент даже в том случае, если условия остаются оптимальными; в течение осени число покоящихся

личинок значительно возрастает, и зимнюю спячку в это время трудно прервать (Рубо, 1927; Теодор, 1934). У *Anopheles plumbeus* также наблюдали остановку развития, наступающую в разные сезоны, но чаще всего зимой

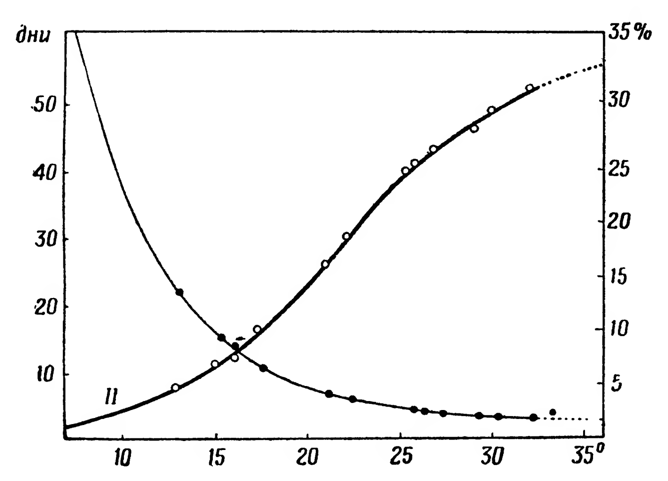


Рис. 77. Продолжительность развития яиц *Ephestia kühniella* в зависимости от температуры.

I—продолжительность развития в зависимости от температуры; *II*—величины, обратные продолжительности развития в зависимости от температуры. По левой ординате—время развития; по правой—средний процент развития за 1 день; по абсциссе—температура. (Из Дэвидсона, 1944.)

(Гехт, 1933; Рубо и Кола-Белькур, 1933). Однако в данном случае, быть может, не было учтено влияние изменения освещения в течение суток (Бекер, 1935).

ГЕТЕРОДИНАМИЧЕСКИЕ НАСЕКОМЫЕ

Наиболее известным гетеродинамическим насекомым является саранча *Orthacantracris aegyptia*, личинки которой при 30° развиваются нормально, но взрослая форма остается с недоразвитыми гонадами; самки достигают половой зрелости лишь следующей весной. До настоящего времени эту диапаузу прервать не удалось (Грассе, 1922). У колорадского жука также, повидимому, наступает истинная диапауза (Тоуэр, 1906).

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ, ПРОИСХОДЯЩИЕ В ПЕРИОД ДИАПАУЗЫ

Для объяснения явления диапаузы выдвинуты две основные теории: 1) диапауза обусловливается интоксикацией, своего рода «утомлением развития», исчезающим после продолжительного периода покоя при низкой температуре (Рубо); 2) диапауза обусловливается временным отсутствием гормонального фактора, необходимого для развития. Последняя теория как будто подтверждается опытами, показавшими возобновление кладки яиц у плавунца после пересадки corpora allata (Жоли, 1945) или перерыв диапаузы у куколок *Samia cecropia* после пересадки группы клеток мозга (причем некоторые из них принадлежали к pars intercerebralis). Однако мозг в этом случае действует лишь косвенно, активируя проторакальную железу, выделяющую вещества, способные реактивировать ткани. Что касается механизма этой реактивации, то было отмечено следующее: цитохром гусениц разрушается в момент метаморфоза и вновь синтезируется лишь после прекращения диапаузы; перед прекращением диапаузы в организме куколок

содержится лишь фермент (типа желтого фермента), устойчивый к действию цианистых соединений и необходимый для жизни насекомого, но не для его развития.

Проторакальная железа, активируемая мозгом (в свою очередь, активированного холодом), может вызвать ресинтез цитохрома (Вильямс, 1937).

Обе теории—гормональная и интоксикационная—не исключают друг друга; возможно, что накопление уратов в организме личинок во время диапаузы происходит из-за отсутствия гормонального фактора.

Кривая обмена зимующих куколок *Deilephila* сходна с кривой обмена яиц *Melanoplus* в состоянии диапаузы (Геллер; 1926). Гусеницы огневки в состоянии диапаузы переносят погружение в воду на несколько дней, в то время как гусеницы в состоянии активности при этом быстро погибают (Кожанчиков, 1935). Осы, содержащиеся летом при температуре 0°, потребляют в 20 раз больше кислорода, чем особи, зимующие при той же температуре (Нехелес, 1924); то же наблюдается и у *Formica ulkei* (Дрейер, 1932). В период зимовки дыхательный коэффициент очень низок, у *Leptinotarsa* он равен 0,6 (Финк, 1925), у личинок саранчевых—0,62 (Клейнман, 1934) и у муравьев—0,52 (Дрейер, 1932).

Эти весьма низкие коэффициенты показывают, что в организме насекомых в это время используются главным образом жиры, без сомнения, превращающиеся в углеводы (Эгрелл, 1947). У взрослых особей комаров *Culex pipiens* с сентября по апрель сырой вес падает с 3 до 2 *мг*, а вес жиров—с 0,91 до 0,13 *мг*; в связи с уменьшением количества жиров содержание воды увеличивается с 54 до 65% (Бэкстон, 1935). В теле колорадского жука содержится 14,9% жиров в сентябре, 12,6% в ноябре и 11,6% в марте. В момент возобновления активности содержание жиров внезапно снижается до 3,5% (Бюснель и Дрилон, 1937). Понижение дыхательного коэффициента объяснить трудно. Однако у некоторых насекомых общее содержание жирных кислот остается более или менее постоянным, например у гусениц *Pyrausta nubilalis* содержание жирных кислот (26%) после зимовки не изменяется (Тимон-Давид, 1938).

ФИЗИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ. РАЗВИТИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ

РАЗВИТИЕ ПРИДАТКОВ ТЕЛА

Дифференцировка отдельных органов, повидимому, определяется еще до появления какой-либо морфологической структуры (рис. 78 и 79). Так, у *Vanessa* имагинальные диски ног появляются лишь на 4-й стадии, тогда как все характерные особенности передних и задних конечностей взрослой формы определяются на 3-й стадии. Если часть передней ноги гусеницы 3-й стадии пересадить на основание удаленной задней ноги, то обе части дадут конечность с нормальной сегментацией, но с особенностями передних и задних ног (химера) (Боденштейн, 1935).

Что касается *антенн*, то можно установить два типа, различающиеся как анатомическим строением, так и особенностями роста: 1) антенны со слившимися сегментами (*Collembola* и *Thysanura entognatha*); 2) антенны с хорошо различимыми сегментами, причем мышцы содержатся в скапусе, а не в ножке (большинство насекомых, *Thysanura ectognatha*). В антеннах первого типа раздваивается апикальный членик, а в антеннах второго—членик ножки. У некоторых прямокрылых и стрекоз раздваиваются все членики антенн (Иммс, 1940).

Нормальное строение крыльев (жилкование и очертания) у дрозофилы можно нарушить путем прижигания определенных участков зачатков крыльев куколок ранних стадий; проявляющиеся в дальнейшем аномалии зависят

непосредственно от срока нанесения повреждений (Браун, 1940). Развитие крыла кузнечика, повидимому, определяется влиянием гормональных факторов (Зейлер, 1923).

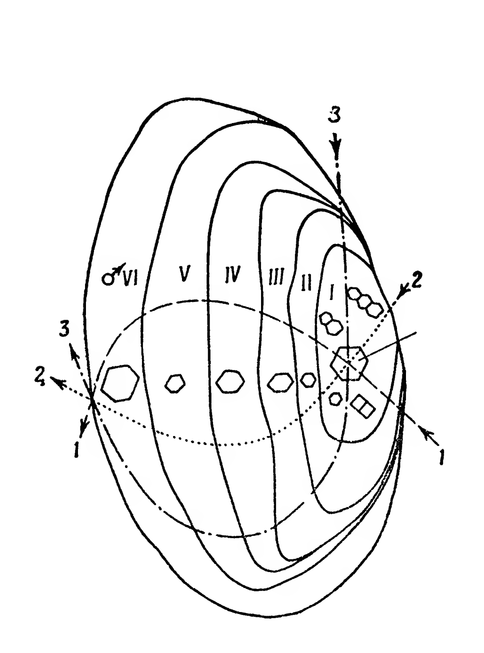


Рис. 78. Рост глаз у личинок саранчи *Schistocerca gregaria* последовательных стадий.

1—левый глаз самца при вылуплении; фасетки четырехугольные; направление сжатия указывают стрелки 1 и 2. II—фасетки шестиугольные; направление сжатия указывают стрелки 3. III и IV—фасетки становятся более крупными до четвертой стадии. V—в пятой стадии размер фасеток уменьшается. VI—новые фасетки взрослой формы несколько меньше развившихся фасеток начальной зоны. Сжатие обусловлено активным ростом ранее образовавшихся частей. (Бернар.

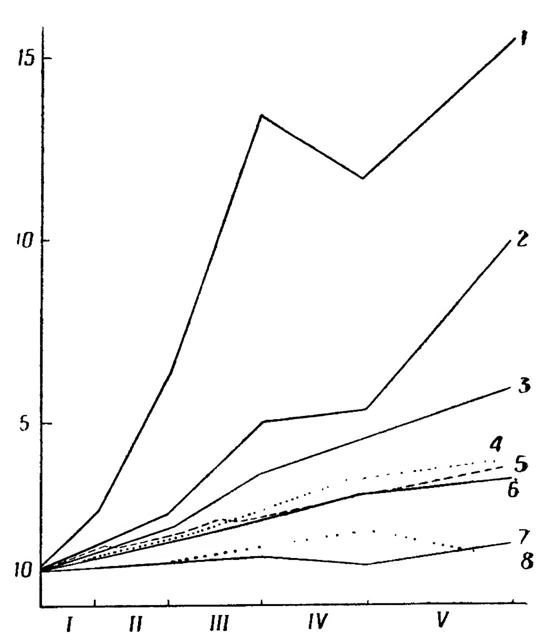


Рис. 79. Изменение скорости роста личиночных стадий саранчи *Schistocerca gregaria*.

По абсциссе—относительная продолжительность отдельных стадий; по ординате—скорость роста как отношение к росту личинок первой стадии, принимаемому за единицу; 1—объем хрусталика; 2—объем ретинулы; 3—длина тела; 4—высота ретины; 5—число фасеток; 6—общая кривая для размера головы и высоты хрусталика; 7—диаметр дистального конца ретинулы; 8—диаметр наиболее крупной фасетки. (По Бернару, 1937.)

Развитие рисунка на крыльях. Жилкование крыла и его рисунок уже определены у куколки *Philosamia* в возрасте лишь нескольких дней (Генке, 1924), а у *Hemimetabola*—даже у личинок последней стадии (*Anax*—Ока и Фурукава, 1935). У *Ephestia* определение рисунка крыла, который более или менее симметрично расположен по отношению к поперечной оси, к первому дню жизни куколки еще не закончено. Но начиная с четвертого дня местное прижигание приводит впоследствии к неправильному развитию определенных частей рисунка. При помощи таких прижиганий, повидимому, удалось установить, что индукция, определяющая развитие рисунка как у *Ephestia*, так и у *Abraxas*, исходит из поперечной оси крыла (Кюн и Генке, 1936—1939; Кюн и Энгельгардт, 1936). Другие авторы считают, что индукция исходит несколькими волнами от основания крыла, прежде всего определяя развитие поперечных полос; из каждой точки последних, в свою очередь, исходит другая индукционная волна, определяющая ширину развивающихся полос (Лемхе, 1937). Индукционная волна определяет не только отложение пигмента, но также и форму чешуек; действительно, если зачаток крыла куколки проколоть нагретым скальпелем, то в участках, отдаленных от

места прокола, наступает задержка развития чешуек и волосков (Кюн, 1936). Во всяком случае, эти два признака развиваются независимо друг от друга, так как у *Ephestia* и *Vanessa* все пигменты откладываются гораздо раньше, чем заканчивается формирование чешуек (Кёлер и Фельдотто, 1937). У *Philosamia* детали рисунка крыльев также появляются позднее, а индукционная волна, повидимому, распространяется током крови. Подобного распространения индукции с кровью как будто не происходит в крыле *Ephestia*; по крайней мере, такой вывод приходится сделать на основании опытов с переливанием крови. Повидимому, передвижение веществ происходит от клетки к клетке в самом эпителии крыла (Штер, 1947; Генке, 1933). Необходимо отметить, что в зачатке крыла куколки *Ephestia* максимальное число митозов наблюдается в тех участках, в которых в дальнейшем откладывается наибольшее количество пигмента; появление пигмента совпадает с последним этапом дифференцировки (Браун, 1936; Кёлер, 1932).

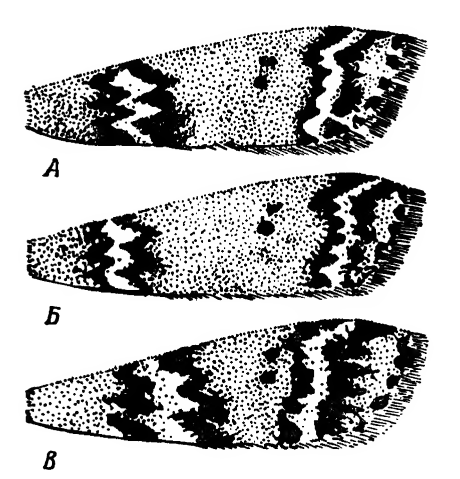


Рис. 80. Передние крылья *Ephestia kühniella*.

А—дикий тип; Б—расширенная центральная зона; В—суженная центральная зона. (По Кюну, 1941.)

У хищнеца *Rhodnius* пересаженные от личинки участки кутикулы линяют одновременно с кутикулой хозяина; участок покрова, образующийся из трансплантата, обладает характерными особенностями взрослой формы, от которой он был взят, а не насекомого-хозяина. Следовательно, признаки взрослой особи определяются уже в клетках личинки (Уигглсуорз, 1940).

КРИТИЧЕСКИЕ ПЕРИОДЫ

Цепи физико-химических реакций, обусловливающих развитие рисунка крыла, формы его чешуек и т. д., в определенный момент развития насекомого чувствительны к влияниям внешней среды. Последовательность этих реакций может быть нарушена или смещена, что приводит к появлению множества аберраций, определяемых моментом нарушения реакций. До настоящего времени изучено влияние на эти процессы высокой температуры, углекислого газа, голода и лучистой энергии.

Высокая температура. Давно известно, что появление сезонных форм бабочек зависит от температуры окружающей среды. Критические периоды соответствуют в данном случае началу процесса дифференцировки; существует несколько таких периодов, причем каждый из них соответствует образованию определенного рисунка крыла (Фельдотто, 1933; Кёлер и Фельдотто, 1935). Однако, согласно наблюдениям энтомологов-систематиков, разнообразную окраску определенного вида чешуекрылых можно свести к нескольким простым схемам. Так, различают основной тип рисунка для *Saturnia*, *Philosamia*, *Abraxas* и т. д. Эти морфологические закономерности имеют, повидимому, реальную физиологическую основу, так как определенная зона основной схемы рисунка крыла реагирует на экспериментальные раздражители иначе, чем соседние зоны, и обладает своим особым критическим периодом (Каспари, 1941). Например, у *Ephestia* кратковременное действие высокой температуры (47°) в разное время после окукливания приводит к изменениям рисунка крыльев (рис. 80), указанным в табл. 60.

Таблица 60

ИЗМЕНЕНИЕ РИСУНКА КРЫЛЬЕВ *EPHESTIA* ПОД ДЕЙСТВИЕМ ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

Момент действия высокой температуры (время после окукливания), часы	Центральное поле	Красные пятна	Симметричные черные полосы
24—36	Поле расширяется вследствие раздвигания черных симметричных полос		Полосы светлеют
38—48		Размеры пятен сильно увеличиваются	Изменение слабое или отсутствует
48—60	Поле суживается вследствие сближения полос		
72		Размеры пятен уменьшаются	
Больше 72		Изменения отсутствуют	Полосы вторично светлеют

Форма чешуек также изменяется различным образом в зависимости от того, на какой стадии развития насекомое подвергалось действию высокой температуры. Так, чешуйки крыльев взрослых особей *Ephestia* укорачиваются, если действию высокой температуры подвергались их куколки в возрасте 108—120 час., и удлиняются, если действию температуры подвергались куколки в возрасте 120—132 час. При действии температуры на куколок более поздних стадий чешуйки снова укорачиваются. Ширина чешуек уменьшается, если куколка подвергается действию высокой температуры в возрасте 108—120 час.; при действии температуры на куколок более поздних стадий образуются чешуйки несколько более широкие, чем в предыдущем случае, но не достигающие нормальной ширины. Чешуйки расположены тремя слоями, налегающими друг на друга, и обладают различной формой и не одинаково реагируют на тепловые раздражения. Обычно изменение ширины чешуек происходит независимо от изменения их длины. Тепловые раздражения вызывают самые причудливые изменения чешуек—удвоение, образование иглообразных выростов и т. д., причем каждое из этих изменений можно вызвать раздражением, приложенным в определенный момент. *Пигментация*, в свою очередь, изменяется независимо от формы чешуек, и две части двойной чешуйки могут иметь различную пигментацию (Кюн, 1941). Если куколок *Vanessa* подвергнуть действию температуры 45° в течение довольно короткого срока, то изменение рисунка крыльев у взрослой особи получится лишь в том случае, если воздействие производится в течение первых 48 час. после окукливания. Первый критический период соответствует времени между 48 и 90 час. после окукливания (возникает атрофия чешуек), второй—между 90 и 102 час. (изменяется только форма чешуек) и т. д. (Фельдотто, 1933; Кёлер и Фельдотто, 1935). Аналогичные явления наблюдаются у *Pyrrhocoris* (Генке, 1924). Что касается процессов, регулирующих наступление этих критических периодов, то о них до сих пор еще ничего неизвестно; установлено лишь, что при нагревании куколок *Ephestia*,

находящихся в начале периода митозов (см. выше), через 12—14 час. сильно увеличивается число анафаз, а затем происходит возвращение к норме (Браун, 1939).

Углекислый газ. Углекислый газ вызывает у *Ephestia* удлинение развития, если она подвергается его действию через 0—12 час. после окукливания, и укорочение развития—при действии через 84—96 час. Под влиянием углекислого газа происходит следующее изменение окраски крыльев: а) *сужение белой полосы* крыла (критический период через 0—84 часа после окукливания; максимальная чувствительность между 36—48 час.); б) посветление внутреннего поля (критический период через 0—96 час. после окукливания; максимальная чувствительность между 12—24 час.).

Посветление происходит вследствие уменьшения числа темных чешуек и замещения однородно окрашенных черных чешуек чешуйками с белой каемкой. Если куколка подвергается действию углекислого газа через 60 час. после окукливания, то у взрослой бабочки изменяется не только окраска, но и форма чешуек (Штроль и Кёлер, 1940).

Голодание. Гусеницы *Ephestia*, получавшие недостаточное питание, превращаются в бабочек с ослабленной пигментацией крыльев и глаз; при этом темные чешуйки светлеют, но их относительное число не уменьшается (в отличие от того, что наблюдается при действии углекислого газа). При недоедании уменьшаются размер крыльев (в длину больше, чем в ширину) и общее число чешуек, но уменьшение числа чешуек не пропорционально уменьшению площади поверхности крыла. Размер чешуек также уменьшается, причем длина их сокращается больше, чем ширина, тогда как форма более темных чешуек (окраска которых изменяется сильнее) остается неизменной; следовательно, форма и окраска изменяются независимо друг от друга (Кёлер, 1940).

Гусеницы тутового шелкопряда, голодавшие в течение 2-й и 3-й стадий, дают на 40—50 *м* больше шелкового волокна, чем контрольные; недоедание в течение 5-й стадии, наоборот, приводит к укорочению волокна (Передельский и Троицкий, 1932).

У дрозофилы при недоедании наблюдаются многочисленные аномалии в строении глаза. У некоторых особей укорачивается продолжительность личиночной фазы и уменьшается число фасеток глаза. Однако недоедание в период, предшествующий критическому, вызывает удлинение личиночной фазы. При незначительном недоедании размер глаз увеличивается, а при значительном недоедании—уменьшается; это уменьшение обычно наблюдается при удлинении личиночной фазы (Боденштейн, 1941). Недостаточное питание или добавление к корму несколько большего количества нипагина, чем необходимо для предотвращения развития плесени, и связанное с этим замедление развития вызывают у некоторых дрозофил увеличение размера крыльев, причем у самцов изменения значительнее, чем у самок. Сильное недоедание или добавление очень большого количества нипагина вызывают весьма значительное замедление развития, приводящее к вылуплению очень мелких мушек с укороченными крыльями.

Облучение. Бомбардировка нейтронами личинок *Drosophila melanogaster* ранних стадий развития приводит к удвоению многих щетинок на аристах, а также глаз, ног и тергитов брюшка взрослых особей. Сильные дозы рентгеновских лучей (7 000 r) не оказывают никакого действия на личинок дрозофилы первых стадий. Облучение через 27 час. после образования пупария также не дает никакого эффекта. У взрослых особей, развившихся из личинок, облученных позже, чем через 90 час. после вылупления, и из облученных

предкуколок, наблюдаются нарушения строения глаз, разрушение многих макро- и микрохет, а также клеток крыльев; кроме того, происходит неполное освобождение ног от личиночной кутикулы. Взрослые особи, развившиеся из личинок, облученных в возрасте 90 час., имеют нормальные чешуйки, но у них наблюдается удвоение крыльев, глаз, сегментов груди или ног, образование карликовых органов или нарушение гистогенеза, приводящее к образованию ног на месте глаз, и т. д. Результаты, полученные при облучении личинок поздних стадий, можно объяснить гибелью отдельных клеток. У личинок средних стадий дифференцировка имагинальных дисков, вопреки распространенному мнению, повидимому, еще не закончена. Тот факт, что наблюдаемые аномалии захватывают большие участки тканей, говорит о том, что нарушения эти вызываются распространяющимися физическими факторами или химическими веществами, выделяемыми, несомненно, самими поврежденными клетками. Вопреки данным, полученным при исследованиях, проведенных другими методами, дифференцировка происходит очень поздно и осуществляется путем взаимодействия различных тканей (Уоддингтон, 1942).

Согласно данным Гольдшмидта (1923—1932), крылья чешуекрылых подразделяются на различные зоны, развивающиеся с разной скоростью, так что в каждый момент развития лишь определенное число клеток готово получить из крови материалы, входящие в состав пигментов. Следовательно, происходит наложение двух процессов—развития чешуек и образования пигмента; если скорость одного из этих процессов изменяется под влиянием температуры или наследственности, получается различный рисунок. У *Ephestia* изменение рисунка крыльев связано с увеличением числа митозов, но при этом скорость развития не изменяется (Браун, 1936).

Если к различным участкам крыла *Vanessa* приложить холодные или теплые трубочки, то в образовании пигмента не происходит никаких аномалий, а лишь задержка или ускорение этого процесса (Гирсберг). Если теория одновременного течения двух различных процессов правильна, то, очевидно, она применима лишь к более ранней стадии развития.

РАЗВИТИЕ ВТОРИЧНЫХ ПОЛОВЫХ ПРИЗНАКОВ

У насекомых *развитие половых признаков*, повидимому, *не зависит от гормонов*. Гонады не оказывают никакого влияния на развитие вторичных половых признаков. У *Lymantria* (Удеман, 1899), гусениц *Bombyx mori* (Келлогг, 1904) и *Gryllus* (Реген, 1910) кастрация не изменяет ни поведения, ни развития признаков пола; она не мешает развитию желтой окраски, характерной для самца стадной формы саранчи *Locusta migratoria* и может даже ускорить ритм копуляций (Шовен, 1941). Пересадка гонад другого пола не оказывает никакого действия на *Lymantria* даже в том случае, если она произведена гусеницам ранних стадий (Коллер, 1929). Пересадка гонад не оказывает также влияния на половые особенности регенерирующих антенн (Копец, 1911—1912).

Если диск крыла самки *Orgyia* пересадить самцу 4-й стадии, а затем удалить достигшее полного развития крыло, то из него регенерирует крыло самца. Может быть, в данном случае происходит изменение полового признака под действием гормонов насекомого-хозяина (Пауль, 1937). С другой стороны, возможно, что гормон, выделяемый протоками половых желез, влияет на развитие гонад того же или другого пола; так, семенники гинандроморфов дрозофилы развиваются только в том случае, если они соприкасаются с семяпроводами, и дегенерируют, если соприкасаются с яйцеводами. У некоторых видов дрозофилы семенники закручены в виде спирали; если семенники пересадить в самом начале их развития, то образование спирали

происходит только тогда, когда зачаток семенника соприкасается с семяпроводами или семенниками насекомого-хозяина (в последнем случае они закручиваются в том же направлении, как и семенники хозяина). Семяпроводы, повидимому, выделяют гормон роста, действующий на обращенную к ним сторону семенника. Различная скорость роста двух стенок семенника приводит сначала к его искривлению, а затем к закручиванию (сходно с тем, что наблюдается у растений). При пересадке зачатка семенника самца, у которого эти органы спирально закручены, самцам другого вида, семенники которых не имеют такой формы, зачаток развивается соответственно семенникам хозяина. Это доказывает, что закручивание обусловливается специфическим веществом, выделяемым семяпроводами (Штерн, 1941).

Интерсексы. У некоторых особей, принадлежащих к раздельнополому виду, развиваются половые органы и внешние признаки как самца, так и самки. Лучше всего изучены интерсексы у непарного шелкопряда (Гольдшмидт, 1931); они появляются либо спонтанно, либо после резких колебаний температуры. Интерсексы получаются также при межродовом скрещивании (*Lycia hirtaria* × *Poecilopsis rachelae*—Кокэйн, 1938) или при скрещивании партеногенетических самок *Solenobia triquetrella* с самцами двуполого вида (Зейлер, 1937). Гистологическое изучение половых путей интерсексов, полученных в первом поколении от скрещивания партеногенетических самок *Solenobia* с самцами двуполой расы, показывает, что в семенниках иногда имеются женские клетки, а в яичниках—мужские. Иногда наряду с нормальными семенниками и яичниками наблюдаются и железы, включающие ткани гонад обоих полов. Что касается выводных протоков, то в них имеются все переходы между особенностями самца и самки (Зейлер, 1937; Бейер, 1940). Интерсекс *Solenobia* ни по своим морфологическим особенностям, ни по поведению не является ни чистой самкой, ни настоящим самцом.

Превращение пола под влиянием паразитов. Уже давно известно, что у *Odynerus* или *Sphex*, зараженных паразитическим веерокрылым *Stylops*, наблюдается частичная инверсия в развитии вторичных половых признаков в сторону другого пола. Этой инверсии особенно сильно подвергаются признаки, проявляющиеся позднее, как, например, признаки интерсексов *Lymantria* (Салт, 1931). Роль питания в этом явлении несомненна; в самом деле, обращение пола под действием паразитов наблюдается лишь у двух указанных выше перепончатокрылых, тогда как у *Polistes* или *Vespa* оно не происходит. Вероятно, это объясняется тем, что личинки двух первых видов снабжаются запасом пищи лишь один раз за все время развития, тогда как личинки вторых получают питание в достаточном количестве от ос-кормилиц.

Кроме того, у самцов *Perla* обычно образуется ovotestis, регрессия которого зависит от условий питания и содержания жира в теле личинки при метаморфозе (Геймонс, 1942).

Однако роль питания не следует преувеличивать. Так, у *Chironomus hyperboreus*, у которых паразитируют *Mermis*, часто наблюдается инверсия в сторону самки и очень редко в сторону самца. Во всяком случае, у самок, развившихся из личинок, содержащих большое количество паразитов, наблюдается общая или частичная дегенерация половых органов, и в этом случае у них проявляются вторичные половые признаки самца. Интерсексуальность самок зависит также от момента поражения яичника, а не от числа или пола паразитов; условия питания, повидимому, при этом не имеют никакого значения (Ремпел, 1940).

ПОЛИМОРФИЗМ У ОБЩЕСТВЕННЫХ НАСЕКОМЫХ

Существуют две основные теории, объясняющие полиморфизм и возникновение различных категорий особей у общественных насекомых; одна приписывает это влиянию наследственности (теория бластогенная), другая — влиянию среды и питания (теория трофогенная). В настоящий момент эта проблема еще очень далека от разрешения; в самом деле, существует бесконечное множество наблюдений над общественными насекомыми, но опытов проведено очень мало. Методика также разработана недостаточно, и поэтому данные, полученные в экспериментах по искусственному выращиванию общественных насекомых, нельзя считать убедительными. У ос развитие различных категорий особей зависит от условий питания. Рабочие осы в колониях, лишенных матки, могут начать откладывать яйца и таким образом поддерживать существование колонии. Уже давно известно, что у пчел неоплодотворенные яйца дают самцов, а оплодотворенные — рабочих или маток, в зависимости от продолжительности времени, в течение которого молодых личинок кормят «молочком». У пчел *Melipona*, строящих все ячейки одного размера, независимо от того, предназначены ли они для маток, рабочих или самцов, различные категории особей получают, повидимому, одинаковое питание и, следовательно, большее значение имеет наследственность. Однако пчелы *Melipona* менее изучены, чем обычные медоносные пчелы, и, прежде чем сделать окончательный вывод, следует убедиться, действительно ли все личинки *Melipona* получают однородное питание.

У муравьев дело обстоит гораздо сложнее, и отсутствие стандартных условий выращивания личинок не позволяет сделать обоснованного заключения о сравнительном значении наследственного и трофогенного факторов. Влияние питания на развитие муравьев солдат как будто доказано, но колонии с недостаточным питанием не дают «ложных самок» ни у *Camponotus*, ни у *Myrmica*; в таких колониях развиваются лишь очень мелкие половые формы. У термитов, условия развития которых сильно отличаются от ранее описанных насекомых, повидимому, все личинки наследственно однородны. Торможение развития определенной категории особей зависит не от трофогенного фактора, а скорее от нейро-сенсорного. Однако и в этом случае отсутствие точных данных об условиях выращивания личинок и об условиях, оптимальных для их развития, делает всякое заключение весьма затруднительным (Лайт, 1942—1943).

Полиморфизм у тлей. Удалось установить, что на появление половых особей у тлей оказывает влияние *освещение*. У *Aphis rumicis* половые особи появляются в том случае, когда продолжительность освещения уменьшается (Дэвидсон, 1929); эти же явления наблюдаются и у корневых тлей и доказывают, что изменение условий среды влияет не непосредственно, а путем нарушения вегетативного обмена растения-хозяина (Маркович, 1924). *Повышение температуры*, *недостаток влаги*, изменение *содержания белков* в кормовых растениях также вызывают появление полиморфизма у насекомых разных видов (Ривней, 1937; Эванс, 1938). С другой стороны, эндогенные факторы при взаимодействии с экзогенными факторами также могут вызывать различные аномалии (Ривней, 1937; Дэвидсон, 1929; Шелл, 1935, 1940; Стайлс, 1938—1939).

Не исключено также и влияние «группового фактора», от которого зависит развитие крыльев у сеноедов (Бадоннель, 1948). Это один из наиболее ярких примеров действия «группового фактора», наблюдаемого у насекомых.

ЗАЖИВЛЕНИЕ РАН

У насекомых, так же как и у большинства животных, может происходить заживление ран. Реакция гиподермы, окружающей рану, хорошо изучена на клопе *Rhodnius*. Повидимому, из мертвых или поврежденных клеток выделяются вещества (несомненно, продукты гидролиза белков), привлекающие к ране соседние клетки; в конце концов вокруг поврежденного места образуется плотное скопление клеток. После удаления участка покрова клетки распластываются по ране и восстанавливают кутикулу; в это время в прилегающих к ране участках наблюдается деление клеток, в результате чего восстанавливается нормальная плотность их расположения. У куколок и у взрослых особей заживление ран протекает одинаково (Уигглсуорз). При сращивании (парабиоз) двух насекомых (две особи *Saturnia*—Крэмптон, 1899; *Rhodnius* и *Cimex*—Уигглсуорз, 1933) эпидермис их срастается; то же явление наблюдается при пересадке придатков (Боденштейн, 1923). У палочника *Carausius* прирастают пересаженная голова и отрезок кишки (Малаботти, 1934), тогда как нервная система лишена этой способности. У многих других насекомых гиподерма головы, отделенной от туловища, уже не прирастает к гиподерме груди (Блунк и Шпейер, 1924).

РЕГЕНЕРАЦИЯ

У многих насекомых после автотомии или после какого-либо повреждения (у форм, не способных к автотомии) органы могут регенерировать (Мегузар, 1910). Результаты, полученные в экспериментах, позволяют установить серию закономерностей, существенно не отличающихся от закономерностей, наблюдающихся при регенерации у позвоночных.

Регенерация сегментов тела происходит у насекомых далеко не так часто, как у некоторых червей; тем не менее, такие случаи известны: например, регенерация последнего сегмента у палочника *Bacillus rossii* (Годельман, 1901), поденки *Cloëon dipterum* (Гюбнер, 1902; Оппенгейм, 1908), личинок хрущака *Tenebrio* и двух последних сегментов—у личинок светляка *Lampyris noctiluca* (Мегузар, 1907; Крыжинецкий, 1913). Наконец, у куколки *Samia promethea* могут регенерировать передний и задний участки тела (Гиршлер, 1903—1904).

Регенерация придатков (ноги, крылья, антенны, церки или органы чувств, например глаза), напротив, наблюдается весьма часто.

В период между двумя линьками регенерация не происходит; она начинается лишь при наступлении следующей линьки. Это правило общее не только для насекомых, но и для всех членистоногих; быть может, исключение составляют богомолы, у которых наблюдалась регенерация без линьки (Пржибрам, 1935). Однако и у этих насекомых придаток, регенерирующий в период между линьками, остается свернутым под старой кутикулой и расправляется лишь в момент сбрасывания экзувия (Бордаж, 1905). Разница в размерах регенерировавшего и нормального придатка тем больше, чем меньше времени проходит между ампутацией и линькой. Можно сослаться на опыты Камерона (1926) над многоножкой *Scutigera forceps* (хотя она и не относится к насекомым), у которой перед каждой линькой наблюдается критический период (6 дней у многоножки, выращенной при 30°), в течение которого регенерация заторможена; было бы очень интересно установить, существует ли такой критический период у насекомых и не связан ли он с гормоном линьки.

Как мы уже отмечали, размер регенерировавшего органа часто меньше нормального; разница в величине, впрочем, может сгладиться в течение последующих линек. Структура органа часто также упрощается; регенериро-

вавшая лапка на один членик меньше нормальной. Регенерационная способность личинок уменьшается по мере их развития; у личинок богомола *Sphodromantis* 8-й стадии передняя пара ног уже не регенерирует (Пржибрам, 1935).

Регенерирующий орган растет быстрее, чем нормальный. Отрезая ноги (всегда на одном и том же уровне) у личинок хрущака *Tenebrio* различных стадий и измеряя их длину у куколки, когда все процессы регенерации закончены, можно определить *коэффициент регенерации*, т. е. отношение длины нормального придатка к длине регенерировавшего. Таким путем удалось установить, что скорость регенерации, которая всегда выше, чем скорость нормального роста, уменьшается к концу процесса, когда длина регенерирующего придатка приближается к нормальной. На скорость регенерации могут действовать различные факторы; регенерация идет тем интенсивнее, чем серьезнее повреждение. У личинок поденки *Cloëon* регенерация удаленной ноги ускоряется после удаления симметричной ноги (Убиш, 1915). Это явление наблюдается у большинства животных. В противоположность этому, регенерация придатка может иногда вызвать частичную атрофию симметричного придатка; например, у *Hydrocharis caraboides* неповрежденная мандибула при ближайшей линьке подвергается редукции, в результате которой ее размер приближается к размеру регенерировавшей мандибулы. Регенерация может ускорить наступление линьки (*Apterygota*—Пржибрам и Вербер, 1907; Мегузар, 1907). Интересно, что голодание не препятствует регенерации; это говорит о возможности перестройки оставшихся частей организма и переносе пластического материала к регенерату, т. е. о явлении *морфоллаксиса* (см. ниже).

Обычно при регенерации удаленного придатка не происходит каких-либо изменений неповрежденных члеников основания придатка (*эпиморфоз*), однако у других низших животных (помимо насекомых) подобная перестройка наблюдается очень часто (*морфоллаксис*). Явление морфоллаксиса описано также у богомола, вертлуг которого заметно уменьшается после регенерации ноги, перерезанной между вертлугом и бедром (Бордаж, 1905).

Некоторые авторы исследовали, какой зоной обусловливается способность органа к регенерации. В имагинальных дисках гусениц она простирается за анатомические границы органа, и, для того чтобы помешать регенерации определенного придатка, у гусеницы *Lymantria* приходится удалять не только диск крыла, но и значительный участок прилежащей к нему гиподермы (Боденштейн, 1935; Убиш, 1911). Зона регенерации обычно локализована в сегментах, расположенных у основания ног и антенн; у *Anisolabis maritima* антенна, пересаженная на место церков, развивается нормально, если она удалена вместе со скапусом (Фурукава, 1940; Боденштейн, 1935). Напротив, эффективное торможение регенерации достигается путем пересадки в очаг повреждений кусочка гиподермы, взятой из другого места (Боденштейн, 1933).

В отличие от позвоночных, у насекомых регенерация органов происходит и при отсутствии иннервации. Антенны и ноги *Sphodromantis*, антенны и части глаза (гиподермального происхождения) *Lymantria* легко регенерируют и после удаления соответствующих ганглиев (Зустер, 1933; Копец, 1923); однако в регенератах отсутствуют нервы и мышцы, при нормальной же регенерации последние развиваются в зоне эпителиальной почки, образующейся вокруг повреждения, и их развитие, повидимому, обусловливается ростом нервов, отходящих от расположенных поблизости ответвлений.

У личинок некоторых жесткокрылых (водолюбы и плавунцы—Мегузар, 1909) удаление какого-либо придатка ведет лишь к заживлению раны, не сопровождающемуся регенерацией, и только нога может восстановиться после фазы куколки у взрослой формы, если только глубокое ранение не задело «индукционного поля» конечности взрослой особи (Бурдон, 1932).

«Множественные» образования. У регенерирующих органов иногда наблюдаются ненормальные раздвоения или образование даже трех ветвей, расположение которых в большинстве случаев следует «закону Бэтсона»; если разделенные части лежат в одной плоскости, то внутренняя часть представляет собой обратное изображение нормальной ноги, а наружная—зеркальное изображение внутренней. Расщепление на три части может быть получено экспериментально различными способами; у чешуекрылых удаление ноги, ее поворот на 90—180° и приживление обратно на свой собственный обрубок часто вызывает появление регенератов, расщепленных на три части. Пересадка конечности насекомому-хозяину, ноги которого отличаются по своим морфологическим особенностям от пересаженной, позволяет установить, что два ответвления такого «тройного» органа образуются за счет трансплантата и одно—за счет тканей хозяина (Боденштейн, 1937). У личинки мучного хрущака пересадка ног в участки тела, в которых они обычно не образуются, вызывает удвоение органа; пересадка их на культю отрезанной ноги вызывает, как и у чешуекрылых, появление тройных образований, к которым не всегда приложим «закон Бэтсона» (Балазук, 1947). У *Tribolium confusum*, взрослые особи которого выделяют большое количество этилхинона, последний очень часто вызывает появление удвоений или других аномалий у личинок и куколок. Это один из редких химических раздражителей (если не единственный), влияние которого на появление множественных образований удалось установить; изучение его, несомненно, даст плодотворные результаты (см. главу IV).

Гомеозы. Явление гомеоза состоит в том, что в процессе регенерации вместо одного придатка образуется другой, например у палочника *Carausius* на месте антенны развивается нога (Брехер, 1924). Это явление наиболее часто наблюдается у некоторых дрозофил. Причина гомеоза, повидимому, заключается в недостаточной функции «формообразующего центра» регенерата; возможно, что придатки имеют двойную «потенцию», например они могут образовать ногу или антенну, причем эта «потенция» осуществляется с различной скоростью—изменение скорости приводит к гомеозу (Пржибрам); возможно, что существует осевой градиент регенерации, более интенсивный вначале и ослабевающий с возрастом; таким образом, разница между реакциями, приводящими к развитию ноги или антенны, постепенно сглаживается. Однако до сих пор физиологическое изучение этих процессов не дало результатов, позволяющих вскрыть механизм гомеоза.

ЛИТЕРАТУРА

Abeloos M., 1933. La régénération, Paris, Doin.

Abeloos M., 1935. Sur la régénération des pattes chez le Coléoptère *Timarcha violaceo-nigra*, *C. R. Soc. Biol.*, **113**, 17—19.

Abeloos M., 1935. Diapause larvaire et éclosion chez le Coléoptère *Timarcha tenebricosa*, *C. R. Acad. Sc.*, **200**, 2012—2014.

Abeloos M., 1939. Étude comparative de la croissance dans deux espèces de *Timarcha* (*Coleoptera*, *Chrysom.*), *Trav. St. Zool. Wimereux*, **13**, 1—16.

Abercrombie W. F., 1936. Studies on the cell number and the progression factor in the growth of Japanese beetle larvae, *Popillia japonica*, *J. Morphol.*, **59**, 91—112.

Abraham R., 1912. Das Verhalten der Spermien in der weiblichen Bettwanze (*Cimex lectularius*) und der Verkleid der überschüssigen Spermamasse, *Z. Parasitenkde*, **6**, 559—591.

Adam A., 1912. Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, **35**, 1—74.

Agrell I., 1947. *Ark. Zool.*, **39**, 1—48.

Ahrens W., 1935. Die Entwicklung des Corpus luteum bei den Isenten, nach Untersuchungen an *Termes redemanni*, *Z. mikr. Anat. Forsch.*, **37**, 467—500.

Ali M., 1934. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklung der Schlupfschwammspinner *Lymantria dispar*, *Z. angew. Entom*, **20**, 354—388.

Алпатов В. В., 1932. Egg production in *Drosophila melanogaster* and some factors which influence it, *J. exper. Zool.*, **3**, 85—111.
Andersen K. T., 1930. Der Einfluss der Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Dauer der Eizeit. I. Beitrag zur einer exakten Biologie des linierten Graurüsslers *Sitona lineata*, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **17**, 649—676.
Babcock S. M., 1912. *Univ. Wisconsin Agr. Exp. St. Res. Bull.*, **22**, 181.
Бахметьев П. И., 1899. Ueber die Temperatur der Insekten nach Beobachtungen in Bulgarien, *Z. wiss. Zool.*, **66**, 520.
Badonnel A., 1949. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **73**, № 2—3.
Baker F. C., 1935. The effect of photoperiodism on resting treehome mosquito larvae, *Canad. Entom.*, **67**, 149—153.
Balachowsky A., 1932. Étude biologique des Coccides du bassin occidental de la Méditerranée, Paris, Lechevalier, 214 p.
Balazuc J., 1947. La tératologie des Coléoptères. Expériences de transplantation chez *Tenebrio molitor*, Thèses, Paris.
Balfour-Brown F., 1913. The life history of a water beetle, *Nature*, **92**, 20—24.
Balkashina, 1929; см. Uvarov, 1931. Insect and Climate.
Behleradek J., 1935. Temperature and living matter, Berlin.
Беклемишев В. Н. с сотр., 1934. Sur le cycle gonadotrophique d'*Anopheles*, *Méd. parasitol.*, **3**, 460—479.
Berger B., 1907. Ueber die Widerstandfähigkeit der *Tenebrio*-Larven gegen Austrocknung, *Pflüger's Arch.*, **118**, 607—612.
Beyer R., 1940. Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. VI. Die Keimdrüse und ihre Ausführwege bei den Intersexen FL Puppen von *Solenobia triquetrella*, *Z. Indukt. Abstamm.*, **79**, 83—142.
Biedermann W., 1914. Winterstein's Hdb., vergl. Physiol., **3**, 1, 897—908 p.
Blunck H., 1912. Das Geschlechtleben des *Dytiscus marginalis*. I. Die Begattung, *Z. wiss. Zool.*, **102**.
Blunck H., 1913. Das Geschlechtleben. II. Die Eiablage, *Z. wiss. Zool.*, **104**.
Blunck H., 1913. Kleine Beiträge zur Kenntnis des Geschlechtlebens und der Metamorphose der dytisciden *Corymbetes fuscus*, *Agabus undulatus*, *Acilius sulcatus*, *Zool. Anz.*, **41**.
Blunck H., Speyer W., 1924. Kopfstausch und Heilungsvermögen bei Insekten, *Z. wiss. Zool.*, **123**, 156—208.
Bodenheimer F. S., 1931. Ueber die Temperaturbhängigkeit der Insekten. II. Die Beziehungen der Vorzugstemperatur z · Luftfeuchtigkeit der Umgebung, *Z. vergl. Physiol.*, **13**, 740—747.
Bodenheimer F. S., 1933. The progression factor in insect growth, *Q. Rev. Biol.*, **8**, 92—95.
Bodenstein D., 1933. Die Unterdrückung der Beinregeneration bei *D. morosus* durch transplantation von Hypodermis suf die Wundfläche, *Zool. Anz.*, **103**, 209—313.
Bodenstein D., 1935. Beintransplantationen an Lepidopterenraupen, *Arch. Entw. Mech.*, **133**, 156—192.
Bodenstein D., 1941. Investigations on the problem of metamorphosis. 7. Further studies on the determination of the facet number in *Drosophila*, *J. exper. Zool.*, **87**—111.
Bodine J. H., 1925. Effect of temperature on rate of embryonic development of certain Orthoptera, *J. exper. Zool.*, № 42.
Bodine J. H., 1929. Factors influencing the rate of respiratory metabolism in the developing egg (*Orthoptera*), *Physiol. Zool.*, **2**, 459—483.
Bodine J. H., 1932. Hibernation and diapause in certain Orthoptera. Response to temperature during hibernation and diapause, *Physiol. Zool.*, **5**, 538.
Bodine J. H., 1932. Diapause. A theory of its mechanism, *Physiol. Zool.*, **5**, 549.
Bodine J. H., 1933. The effect of hypertonic solutions on the oxygen consumption of a developing egg (*Orthoptera*), *Physiol. Zool.*, **6**, 150.
Bodine J. H., 1934. The effect of oxygen tension on oxygen consommation of a developing egg (*Orthoptera*), *Physiol. Zool.*, **7**, 459—463.
Bodine J. H., 1934. The effect of cyanide on the oxygen consumption of normal and blocked embryonic cells, *J. cell. a. comp. Physiol.*, **4**, 397—404.
Bodine J. H., 1935. Tyrosinase in ontogenesis Orthoptera, *Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med.*, **32**, 783, 1039.
Bodine J. H., 1939. The influence of various solutes on the activity of tyrosinase, *J. cell. a. comp. Physiol.*, **14**, 183—188.
Bodine J. H., 1946. Uric acid formation in the developing egg of the grasshopper *Melanoplus differentialis*, *Physiol. Zool.*, **89**, 54—58.
Bodine J. H., Allen T. H., 1941. Some properties of protyrosinases, *Physiol. Zool.*, **18**, 151—160.
Bodine J. H., Allen T. H., 1941. Protyrosinase and morphological integrity of grasshopper eggs, *Biol. Bull.*, **81**, 388—391.

Bodine J. H., Boell J. E., 1937. The action of certain stimulating and inhibiting substances on the respiration of active and blocked eggs and isolated embryos, *Physiol. Zool.*, **10**, 145.
Bodine J. H., Carlson L. D., 1940. The effect of temperature on naturally occurring and others activators of protyrosinase, *J. cell. a. comp. Physiol.*, **16**, 71—83.
Bodine J. H., Carlson L. D., 1941. The action of proteins on certain activators of protyrosinase, *J. gener. Physiol.*, **24**, 423—432.
Bodine J. H., Carlson L. D., Ray M. O., 1941. Some physiological changes in eggs the embryos of which have been destroyed by X-irradiation, *Biol. Bull.*, **78**, 437—443.
Bodine J. H., Ray M. O., Allen T. H., Carlson L. D., 1939. Changes in the properties of the natural activators of protyrosinase during the course of embryonic development, *J. cell. a. comp. Physiol.*, **14**, 173—181.
Bodine J. H., Robbie J. H., 1940. Physiological characteristics of the diapause grasshopper egg. 1. The stability of diapause condition, *Physiol. Zool.*, **13**, 391—397.
Boell E. J., 1935. Respiratory quotients during embryonic development (*Orthoptera*), *J. cell. a. comp. Physiol.*, **6**, 369—385.
Болдырев Б., 1913. Свадьбы и сперматофоры у некоторых кузнечиков и сверчков, *Тр. русск. энт. общества*, **40**, № 6, 54.
Bonnemaison L., 1945. Arrêts de développement et diapauses, *Ann. Epiph.*, **11**, 1—2.
Bordage E., 1905. Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération des Arthropodes, *Bull. Sc. Fr. Belg.*, **39**, 307—354.
Bounhiol J. J., 1938. Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les Lépidoptères, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, Suppl., 1—199.
Bourdon J., 1937. Recherches expérimentales sur la régénération chez un Coléoptère, *Timarcha goettingensis*, *T. violaceo-nigra* de Geer, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **71**, 466—499.
Brandt H., 1936. Untersuchungen über die Morphologie der Kopulationsorgane der Nonne *Lymantria monacha*, *Zool. Anz.*, **114**, 161—168.
Braun W., 1939. Disturbances in the process of cell divisions in the pupal wing of the flour moth *Ephestia kühniella* as result of heat treatment, *Cytologia*, Tokyo, **10**, 40.
Braun W., 1940. The effect of punctures on the developing wings of several mutants of *Drosophila melanogaster*, *J. exper. Zool.*, **84**, 325—349.
Brecher L., 1924. Die Bedingungen für Fühlerfüsse bei *Dixippus morosus* (Homösis bei Arthropoden; VII Mitteilung), *Arch. Entw. Mech.*, **102**, 549—572.
Breitenbecher J. J., 1918. The relation of water to the behaviour of the potato-beetle in a desert, *Publ. Carnegie Inst. Washington*, **263**, 341—384.
Bresslau E., 1906. Der Samenblasengang der Bienenkönigin, *Zool. Anz.*, **29**, 299—323.
Brues C. T., 1927. *Q. Rev. Biol.*, **2**, 181—207.
Burdick H. C., 1937. The effects of the exposure to low temperature on the developmental type of embryos of the grasshopper *Melanoplus differentialis*, *Physiol. Zool.*, **10**, 156—170.
Burkholder J. R., 1934. A quantitative study of respiratory metabolism in single developing eggs, *Physiol. Zool.*, **7**, 247—270.
Busnel R. G., Drilhon A., 1937. Étude biochimique du *Leptinotarsa decemlineata* pendant l'hibernation, *C. R. Soc. Biol.*, **124**, 916—917.
Buxton P. A., 1924. Heat; moisture and animal life in deserts, *Proc. R. Soc.*, **B96**, 123—131.
Buxton P. A., 1930. Evaporation from the mealworm (*Tenebrio*, *Coleoptera*) and atmospheric humidity, *Proc. R. Soc.*, **B106**, 560—577.
Buxton P. A., 1931. The law governing the loss of water from an insect, *Proc. Entom. Soc.*, **6**, 27—31.
Buxton P. A., 1932. Terrestrial insects and the humidity of the environment, *Biol. Rev.*, **7**, 275—320.
Cameron A. E., 1934. On the life history and structure of *Haematopota pluvialis* (*Tabanidae*), *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 58, 211—250.
Campbell R., 1938. Temperature and moisture preferences of the wireworm, *Ecology*, **19**, 479—489.
Cappe de Baillon P., 1920. Contribution anatomique et physiologique à l'étude de la reproduction chez les Locustiens et les Grilloniens, *Cellule*, **31**, 1—245.
Cappe de Baillon P., 1933. La formation de la coquille de l'oeuf chez les Phasmides, *C. R. Acad. Sc.*, **196**, 809—811.
Cappe de Baillon P. et coll., 1934. La parthénogenèse des Phasmes, *C. R. Acad. Sc.*, **199**, 1069—1070.
Cappe de Baillon P., de Vighet G., 1939. La cytologie des mâles et l'hypothèse du rajeunissement périodique de la race par la fécondation chez les Phasmes à parthénogenèse constante, *C. R. Acad. Sc.*, **209**, 525—527.

Carlson J. G., 1940. Immediate effects of 250 r of X-rays on the differents stages of mitosis in the neuroblasts of the grasshopper *Chorthophaga viridifasciata*, *J. Morphol.*, 66, 11—23.
Carlson J. G., Bodine J. H., 1939. The action of certain stimulating and inhibiting substances on the respiration of the grasshopper embryo *Melanoplus differentialis*, *J. cell. a. comp. Physiol.*, 14, 159—172.
Carter, 1925; см. Uvarov, 1931. Insect and Climate.
Caspari E., 1933. Ueber. die Wirkung eines Pleiotropengens bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella*, *Arch. Entw. Mech.*, 130, 353—381.
Caspari E., 1941. The morphology and development of the wing pattern of Lepidoptera, *Q. Rev. Biol.*, 16, 249—273.
Chauvin R., 1941. Contribution à l'étude physiologique du Criquet pélerin et du déterminisme des phénomènes grégaires, *Ann. Soc. Entom. Fr.*, 110, 133.
Chauvin R., 1946. L'effet de groupe et la croissance larvaire des Blattes, des Grillôns et du Phanéroptère, *Bull. Soc. Zool.*, 21, 39—48.
Chauvin R., 1943. La diapause embryonnaire chez quelques Tettigoniides et plus spécialement chez le Phanéroptère, *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 69.
Chevais S., 1943. Déterminisme de la taille de l'oeil chez le mutant bar de la Drosophile. Intervention d'une substance diffusible spécifique, Thèse Paris.
Child C. M., Young A. N., 1902—1903. Regeneration of the appendages in nymphs of the Agrionidae, *Arch. Entw. Mech.*, 15, 543—602.
Chopard L., 1934. Sur la présence d'un spermatophore chez certains insectes Orthoptères de la famille des Phasmides, *C. R. Acad. Sc.*, 199, 806—807.
Chopard L., 1938. La biologie des Orthoptères, Lechevalier, Paris.
Christensen P. J. H., 1937. Histologie und Embryologie der überwinterten Eiern *Orgyia antiqua*, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 62, 567—582.
Cook W. C., 1927. Some effects of alternating temperatures on the growth and metabolism of cutworm larvae, *J. econ. Entom.*, 20, 769—782.
Cook S. F., Scott K. G., 1932. The relation between absorption and elimination of water by *Termopsis angusticolis*, *Biol. Bull.*, 63, 505—512.
Cousin G., 1935. Les arrêts du développement chez *Lucilia ampullacea* et remarques sur la diapause, *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 218—221.
Cragg F. W., 1923. *Ind. J. Med. Res.*, 2, 449—473.
Crampton H. E., 1899. An experimental study upon Lepidoptera, *Arch. Entw. Mech.*, 9, 293—317.
Davies, 1927. On the tracheal system of Collembolla with special reference to that of *Sminthurus viridis*, *Q. J. microsc. Sc.*, 71, 15—30.
Davidson J., 1929. On the occurence of intermediates in *Aphis rumicis* and their relation to the alate and apterous viviparous females, *J. Lin. Soc.*, *Zool.*, 467—477.
Davidson J., 1929. On the occurence of the parthenogenetic and sexual forms in *Aphis rumicis* with special reference to the influence of environmental factors, *Ann. appl. Biol.*, 16, 104—134.
Davidson J., 1942. On the relationship between the temperature and rate of development of insects at constant temperatures, *J. Anim. Ecil.*, 13, 26—39.
Day M. F., 1943. The homologies of the ring gland of Diptera Brachycera, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 36, 1—10.
Day M. F., 1943. The corpus allatum of the sheep ked, *Melophagus ovinus*, *Psyche*, 50, 1—7.
Deleurance, 1949 (не опубликовано).
Derbeneva-Ukhova W. P., 1940. Adaptation des larves de *Musca domestica* à des hautes températures, *Méd. parasitol.*, 9, 521—524.
Descy A., 1924. Sexualité et instinct chez les Hyménopteres, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 58, 1—37.
Dewitz J., 1885. *Pflüger's Arch.*, 37, 219—223.
Dewitz J., 1886. *Pflüger's Arch.*, 38, 358—385.
Dewitz J., 1924. Experimentelle Untersuchungen über die Verwandlung der Insektenlarven, *Zool. Jhrb. allg. Zool.*, 41, 245—334.
Dick J., 1937. Oviposition in certain Coleoptera, *Ann. appl. Biol.*, 24, 763—796.
Doncaster L., 1916. Gametogenesis and sex determination in the gallfly *Neuroterus lenticularis* (*Spataegaster baccarum*) *Proc. R. Soc.*, 89, 182—200.
Dotterweich H., 1928. Beitrag zur Nervenphysiologie der Insekten, *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, 44, 399—450.
Dreyer W. A., 1932. The effect of hibernation and seasonal variation of temperature on the respiratory exchange of *Formica ulkei*, *Physiol. Zool.*, 5, 301—331.
Dubois A. M., Geigy R., 1935. Beiträge zur Oekologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von *Sialis luratia* (Studien an Sempachersee), *Rev. Suisse Zool.*, 42, 169—248.
Duclaux C. R., 1869. *Acad. Sc.*, 69, 1021—1022.

Duspiva F., Cerny M., 1934. Die Bedeutung der Farbe für die Erwärmung de Käferelytren durch sichtbares Licht und Infrarot, *Z. vergl. Physiol.*, 21, 467—474.

Dyar H. G., 1890. The number of molts of Lepidopterous larvae, *Psyche*, 5, 420—422.

Eastham L. E. S., McCully G. B., 1943. The oviposition responses of *Calandra granaria*, *J. exper. Biol.*, 20, 35—42.

Eidmann H., 1924. Untersuchungen über Wachstum und Häutung der Insekten, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 2, 567—610.

Van Emden F. V., 1933. Congres Intern. Entom., Paris, 813—822.

Enzmann H., Hoskins C. P., 1919. Notes on modification in morphogenesis of *Drosophila melanogaster* occuring under neutron bombardment, *Am. Natur.*, 73, 470—472.

Ephrussi B., 1942. Chemistry of eye color of *Drosophila*, *Q. Rev. Biol.*, 17, 327—338.

Ephrussi B., Beadle G. W., 1937. Développement des couleurs des yeux chez la Drosophile, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 71, 51—74.

Ephrussi B., Beadle G. W., 1937. Development of eye colors in *Drosophila*, *Genetics*, 22, 67—86.

Evans A. C., 1934. Studies on the influence of the environment on the sheep blow-fly. *Lucilia sericata*, *Parasitology*, 26, 366—377.

Evans A. C., 1936. Studies on the influence... IV. The indirect effect of temperature and humidity acting through certain competing species of blowflies, *Parasitology*, 28, 431—439.

Evans A. C., 1938. Physiological relationships between insects and their host plants. I. The effect of the chemical composition of the plant on the reproduction and the production of winged forms in *Brevicoryne brassicae*, *Ann. appl. Biol.*, 25, 558—572.

Evans T. C., 1937. Effects of Roentgen radiation on embryonic organisation and regulation in *Melanoplus differentialis*, *Physiol. Zool.*, 10, 258—268.

Farkas K., 1903. Beiträge zur Energetik der Ontogenese. III. Ueber den Energieumsatz der Seidenspinners während der Entwicklung im Ei und während der Metamorphose, *Pflüger's Arch.*, 98, 490—546.

Faure J. C., 1932. Phases of locusts in south Africa, *Bull. entom. Res.*, 23, 293—405.

Favrelle M., de Vichet G., 1937. Résultats de la fécondation par un mâle d'Algérie de femelles parthénogénétiques françaises de *Bacillus rossii* (*Orthoptera, Phasmidae*), *C. R. Acad. Sc.*, 204, 1899—1900.

Feldotto W., 1933. Sensible Perioden des Flügelmusters bei *Ephestia kühniella*, *Arch. Entw. Mech.*, 128, 299—341.

Fink D. E., 1925. Physiological studies on hibernation of the potato beetle *Leptinotarsa decemlineata*, *J. exper. Zool.*, 49, 381—406.

Flanders S. E., 1932. Environmental control of sex in Hymenopterous insects, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 23, 11—15.

Flanders S. E., 1942. Oosorption and ovulation in relation to oviposition in parasitic *Hymenoptera*, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 35, 251—266.

Florence L., 1921. *Cornell Univ. Agric. Exp. St.*, *Mem.*, 51, 637—743.

Ford J., 1937. Research on populations of *Tribolium confusum* and its bearing on ecological theory; a summary, *J. animal. Ecol.*, 6, 1—14.

Fraenkel G., 1929. Untersuchungen über Lebensgewohnheiten, Sinnesphysiologie und Sozialpsychologie der afrikanischen Wanderheuschrecke, *Biol. Zbl.*, 49, 657—680.

Fraenkel G., Herford G. V. B., 1930. The physiological action of abnormally high temperatures on poikilothermic animals, *J. exper. Biol.*, 17, 386—395.

Furukawa H., 1940. Transplantations experiments on appendages of *Anisolabis maritima*, *Japan. J. Zool.*, 8, 479—535.

Furukawa H., 1940. Regeneration of forceps in *Anisolabis maritima*, *Japan. J. Zool.*, 8, 467—477.

Gaines J. C., Campbell F. L., 1935. Dyar's rule as related to the number of instars of the common earworm *Heliothis obsoleta* collected in the field, *Ann. Entom. Soc. Am.*, 28, 445—461.

Galliard H., 1935. Recherches morphologiques et biologiques sur la reproduction des Réduvidés hématophages, Thèse Paris, 160 p.

Gaumont L., 1929. Conditions générales de pullulation des Aphides, *Ann. Epiph.*, 15, № 5.

Geiger R., 1942. Das Klima der bodennahen Luftschicht, Brunswick, 2e éd.

Geigy R., 1931. Erzeugung rein imaginaler Defekte durch ultraviolette Eibestrahlung bei *Drosophila melanogaster*, *Arch. Entw. Mech.*, 125, 406—447.

Geigy R., Lüscher M., 1942. Imaginale Beindoppelbildungen nach Ultraviolettbestimmung von Schmetterlingeiern (*Tineola biseliella*), *Rev. Suisse Zool.*, 49, 206—210.

Giard A., 1894. L'anhydrobiose ou ralentissement des phénomènes vitaux sous l'influence de la déshydratation progressive, *C. R. Soc. Biol.*, 46, 497—500.

Giard A., 1894. *C. R. Soc. Biol.*, 47.

von Gierke E. J., 1932. Ueber die Häutungen und die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven der Mehlmotte *Ephestia kühniella*, *Arch. Entw. Mech.*, 387—410.

Glaser R. W., 1923. The effect of food on longevity and reproduction in flies, *J. exper. Zool.*, 38, 383—412.

Gödelman R., 1901. Beiträg zur Kenntnis der *Bacillus rossii* mit besonderer Berücksichtigung der bei ihm vorkommenden Autotomie und Regeneration einzelner Gliedmassen, *Arch. Entw. Mech.*, 12, 265—301.

Goldschmidt R., 1917. On a case of facultative parthenogenesis in the gipsy moth *Lymantria dispar* with a discussion on the relations of parthenogenesis to sex, *Biol. Bull.*, 32, 35—43.

Goldschmidt R., 1931. Analysis of intersexuality in the gipsy moth, *Q. Rev. Biol.*, 6, 125—142.

Goodrich J. P., Bodine J. H., 1939. A determination of the temperature coefficients for oxygen uptake of normal and blocked embryos and eggs (*Orthoptera*), *Physiol. Zool.*, 12, 312.

Gösswald K., 1938. Ueber die Einflüsse von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäusserungen der Ameisen. I. Die Lebensdauer ökologisch verschieden Ameisenarten unter dem Einfluss bestimmter Luftfeuchtigkeit und Temperatur, *Z. wiss. Zool.*, 151, 337—381.

Grassé P. P., 1922. Étude biologique sur le criquet égyptien (*Orthacanthacris aegyptia*), *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 56, 545—578.

Gresson R. A. R., 1930. Yolk formation in certain Tenthredinidae, *Q. J. microsc. Sc.*, 73, 345—364.

Gresson R. A. R., 1931. Yolk formation in *Periplaneta orientalis*, *Q. J. microsc. Sc.*, 74, 257—274.

Grimmett L. G., Herford G. V. B., 1939. An experiment on the effect of radiation on the grain weevil, *Nature*, 11, 939.

Grison P., 1944. *C. R. Acad. Sc.*, 219, 295.

Grison P., 1948. Variations de la teneur en lipides choliniques du Doryphore au cours de la vie imaginable et en fonction de son alimentation, *C. R. Acad. Sc.*, 227, 1172—1272.

Grison P., 1948. Effet du groupement sur la croissance des chenilles du Bombyx cul brun, *Euproctis phaerrhaea*, *C. R. Soc. Biol.*, 142, 610.

Griswold G. H., 1944. Studies on the biology of the webbing clothes moth, *Tineola biseliella*, *Cornell Univ. Agric. Exp. St.*, *Mem.*, 262, 1—59.

Gueylard P., Portier P., 1916. Recherches sur la résistance au froid des chenilles de *Cossus* et *Carpocapsa*, *C. R. Soc. Biol.*, 79, 774—777.

Gunn D. L., 1931. Temperature and humidity relations of the *cockroach*, *Nature*, 128, 186—187.

Gunn D. L., Knight R. H., 1945. The biology and behaviour of *Ptinus tectus* (*Coleoptera*, *Ptinidae*) a pest of stored products. VI. Culture conditions, *J. exper. Biol.*, 21, 192.

Gunn D. L., Notley F. B., 1936. The temperature and humidity relations of the cockroach. II. Thermal death point, *J. exper. Biol.*, 13, 28—34.

Gunn D. L., Perry F. L., Seymour W. G., Telford T. M., Yeo A., 1945. Mass departure of locustswarms in relation to temperature, *Nature*, 2, 628.

Haddow A., 1941. The influence of nutrition on egg production and longevity in unmated females body lice *Pediculus humanis corporis* (*Anoplura*), *Parasitology*, 33, 40—46.

Hagan H. R., 1931. The embryogeny of the polyctenid *Hesperoctenes fumarius* Westwood with reference to viviparity in insects, *J. Morphol.*, 51, 1—117.

Halberstaedter A., Godhaber, L. G., Hecht O., 1943. The effects of X-rays on development of insects. I. Irradiation in larval stage, *Growth*, 7, 413—426.

Hall F. G., 1922. The vital limit of exsiccation of certain animals, *Biol. Bull.*, 42, 31—51.

Hallez J., 1909. Sur les cristaux de la Blatte, *C. R. Acad. Sc.*, 148, 317—318.

Hanna E. D., 1927. *Bull. entom. Res.*, 26, 315—322.

Hardenberg J. D. F., 1929. Beiträge zur Kenntnis der Pupiparen, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 50, 497—570.

Harris R. G., 1925. Reversal of function in a species of *Oligarces*, *Biol. Bull.*, 48, 139—144.

Headlee T. J., 1946. *J. econ. Entom.*, 10, 31—38.

Heberdey R. F., 1931. Zur Entwicklungsgeschichte, vergleichende Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtausführwege der Insekten, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 22, 416—586.

Hecht O., 1933. Die Blutnahrung, die Erzeugung der Eier und die Überwinterung der Stechmückenweibchen, *Arch. Schiffs. Tropenhyg.*, **37**, № 3.
Heller J., 1927. *Z. vergl. Physiol.*, **1**, 297—499.
Heller J., 1927. *Z. vergl. Physiol.*, **1**, 297—499; *Biochem. Z.*, **169**, 208—234.
Henke K., 1924. *Naturwissenschaften*, **21**, 633, 654, 665, 683.
Henshaw P. S., Golomb I. N., 1940. Responses of *Drosophila* pupae to X-rays, *Radiology*, **34**, 721—730.
Herter K., 1934. Eine verbesserte Temperaturorgel und ihre Anwendung auf Insekten und Säugetiere, *Biol. Zbl.*, **54**, 487—507.
Hess G., 1942. Ueber den Einfluss der weisellosigkeit und des Fruchtbarkeits vitamins E auf die Ovarien der Bienenarbeiterin, *Beih. Schweiz. Bienen-z.*, **2**, 1, 34—110.
Heymons R., 1942. Zur Kenntnis der transitorischen Intersexualität bei den Insekten, *Sitz. Ber. Ges. Naturforsch. Fr.*, **4/7**, 137—141.
Himmer A., 1931. Ueber die Wärme im Hornissennest *Vespa crabro*, *Z. vergl. Physiol.*, **13**, 748—761.
Himmer A., 1937. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wärmeaushalt in Nestbau sozialer Hautflügler, *Z. vergl. Physiol.*, **5**, 373—389.
Hirschler J., 1904. Weitere Regenerationsstudien an Lepidopterenpuppen. Regeneration des vorderen Körperendes, *Anat. Anz.*, **25**, 417—435.
den Hoed D., Stoel G., 1940. The «supervoltage» Röntgen installation in the Antonin van Leeuwenhoekhuis at Amsterdam. 3. The action of ultra hard Röntgen rays on *Drosophila* eggs, *Acta Radiologica*, **21**, 591—596.
Hoffmann R. W., 1924. *Verhandl. Dtsch. Zool. Ges.*, **24**, 192—216.
Hogben L. T., 1920. Studies in synapsis. Parallelconjugation and the prophase complex in *Periplaneta* with special reference to the premeiotic telophase, *Proc. R. Soc.*, **B91**, 305—329.
Holdaway F. G., 1932. An experimental study of the growth of the population of the flour beetle *Tribolium confusum* as affected by atmospheric moisture, *Ecol. Monog.*, **11**, 261—304.
Hübner O., 1902. Neue Versuche aus dem Gebiet der Regeneration und ihre Beziehungen zu Anpassungserscheinungen, *Zool. Jhrb.*, *Syst.*, **15**, 461—498.
Huffaker C. B. T., 1944. The temperature relations of the immature stages of the malaria mosquito *Anopheles quadrimaculatus* Say with a comparison of the developmental power of constant and variable temperatures in Insect metabolism, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **37**, 1—27.
Hughes-Schrader S., 1930. The cytology of several species of Iceryine Coccids with special reference to parthenogenesis and haploidy, *J. Morphol.*, **50**, 475—495.
Hughes-Schrader S., 1930. Contribution to the life history of the Iceryine Coccids, with special reference to parthenogenesis and hermaphroditism, *Ann. Entom. Soc. Am.*, **23**, 359—380.
Imms A. D., 1940. On growth processes in the antennae of Insects, *Q. J. microsc. Sc.*, **81**, 585—593.
Иванов П. П., Мещерская К. А., 1935. Физиологические отличия половозрелых яичников насекомых от неполовозрелых и циклические изменения их свойств, *Арх. биол. наук*, **37**.
Janisch E., 1928. Die Lebens- und Entwicklungsdauer der Insekten als Temperaturfunktion, *Z. wiss. Zool.*, **132**, 176—196.
Johnson C. G., 1934. The absorption of water and the associated volumes changes occuring in the egg of Notostira erratica Hem. Capsidae during embryonic development under experimental conditions, *J. exper. Biol.*, **14**, 413—421.
Joly P., 1945. La fonction ovarienne et son contrôle humoral chez les Dytiscides, *Arch. Zool. Exper.*, № 84.
Kalhe W., 1908. Die Paedogenesis der Cecidomyiden, *Zoologica*, **21**, 1—80.
Калабухов Н. И., 1934. Beiträge zur Kenntnis der Kältestarre (Winterschlaf und Anabiose) bei der Biene (*Apis mellifica*), *Zool. Jhrb.*, *Physiol.*, **53**, 566—602.
Kamensky C. A., Paikine, 1939. Les raisons du sommeil de plusieurs années de *Bothynoderes punctiventris*, *Bull. Plant. Prot.*, № 1, 20.
Keilin O., 1916. Sur la viviparité des diptères et les larves de Diptères vivipares, *Arch. Zool.*, **55**, 393—415.
Kellogg V., 1907. Some silkworm moth reflexes, *Biol. Bull.*, **12**, 152—154.
Kemper H., 1930. Beiträge zur Biologie der Bettwanze *Cimex lectularius*. I. Ueber den Einfluss der Nährungsmangels, *Z. Morph. Oekol. Tière*, **19**, 160—183.
King R. L., Slifer E. H., 1934. Insect development. VIII. Maturation and early development of unfertilized grasshopper eggs, *J. Morphol.*, **56**, 603—619.
Klatt B., 1919. Keimdrüsentransplantationen beim Schwamm spinner, *Z. Indukt. Abstamm. Lehre*, **22**, 1—50.
Klatt B., 1920. Beiträge zur sexual physiologie der Schwarmspinners, *Biol. Zbl.*, **40**, 539—558.

Kleinmann L. W., 1934. The effects of temperature upon the respiratory quotient of nymphs of the grasshopper *Chorthophaga viridifasciata* and larvae of the Japanese beetle *Popillia japonica* with references to changes during hibernation, *J. cell. a. comp. Physiol.*, 4, 221—235.
Knight H. H., 1922. *Ann. Entom. Soc. Am.*, **17**, 258—272.
Köhler W., 1932. Die Entwicklung der Flügel bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* mit besonderer Berücksichtigung des *Zeichnungsmusters*, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **24**, 582—681.
Köhler W., 1940. Der Einfluss verschiedener Ernährunggrade auf aüssere Körpermerkmale die Entwicklungsgeschiwindigkeit, die Lebensdauer und Fortpflanzungsfähigkeit von *Ephestia kühniella*, *Biol. Zbl.*, **60**, 34—69.
Köhler W., Feldotto W., 1937. *Arch. Julius Klaus Stift.*, **10**, 315—453.
Kojima T., 1934. Studien zur Oekologie des Kiefernspinners *Dendrolimus pini*, *Z. angew. Entom.*, **20**, 329—353.
Koller G., 1929. Die innere Sekretion bei wirbellosen Tieren, *Biol. Rev.*, **4**, 269—306.
Kopec S., 1922. Physiological self-differenciations of the wing-germs grafted on caterpillars of the opposite sex, *J. exper. Zool.*, 36, 469—475.
Kopec S., 1923. The influence of the nervous system on the development and regeneration of muscles and integuments in insects, *J. exper. Zool.*, **37**, 15—25.
Kopec S., 1939. Ueber den positiven Einfluss vorübergehend angewandter Hungerkuren auf das weitere Wachstum der Schmetterlingsraupen, *Z. vergl. Physiol.*, **26**, 102.
Кожанчиков И. В., 1938. Physiological conditions of cold hardiness in insects, *Bull. entom. Res.*, **29**, 253—262.
Кожанчиков И. В., 1946. О нижнем термическом пределе процессов развития насекомых, *ДАН СССР*, **51**, № 3, 237.
Krizenecky J., 1914. Ueber die beschleunigende Einwirkung des Hungerns auf die Metamorphose, *Biol. Zbl.*, **34**, 46—59.
Krüger P., Duspiva F., *Biol. gen.*, **9**, 168—188.
Kühn A., 1936. C. R. 12e Cong. Intern. Zool., Lisbonne, 1—18.
Kühn A., 1941. Zur Entwicklungsphysiologie der Schmetterlingschuppen, *Biol. Zbl.*, **61**, 109—147.
Kühn A., von Engelhardt M., 1936. Ueber die Determination des Flügelmüsters bei *Abraxas grossulariata*, *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen*, *Nachr. Biol.*, **2**, 171.
Lamarque P., Gros C., 1945. Premiers résultats de recherches biologiques basées sur la radiosensibilité des oeufs de *B. mori*, *Rec. Trav. Inst. Nat. Hyg.*, **2**, 320—331.
Langendorff H., Sommermeyer K., 1940. Strahlenwirkung aus *Drosophila* eier. I. II. III. *Fundam. Radiol.*, **4**, 196—209; *Strahlenth.*, **67**, 110—118, 117—129.
Larsen E. B., 1943. Problems of heat death and heat injury. Experiments on some species of Diptera, *K. Dske Vid. Selsk. Biol. Medd.*, **19**, 1—52.
Larsen E. B., 1943. The influence of humidity on life and development of insects, *Vid. Medd. Dansk. Nat. For.*, № 107.
Lauther, Gregg V. E., Luthermann C. Z., 1941. Studies in population physiology. 10. Interspecific competition in population of granary stores, *Physiol. Zool.*, **14**, 395—430.
Lengerken H., 1932. Prothetelie bei Coleopterenlarven, *Zool. Anz.*, **59**, 323—330.
Lengerken H., 1932. Nachhinkende Entwicklung und ihre Folgerserscheinungen beim Mehlkäfer, *Jena Z. Naturwiss.*, **67**, 260—273.
Leiby R. W., Hill C. C., 1923. The twinning and embryonic development of *Platygaster hiemalis* a parasite of the Hessian fly, *J. Agr. Res.*, **25**, 337—350.
Leiby R. W., Hill C. C., 1924. The polyembryonic development of *Platygaster vernalis*, *J. Agr. Res.*, **28**, 829—840.
Light S. F., 1942—1943. The determination of the castes of social insects, *Q. Rev. Biol.*, **17**, 321—326; **18**, 46—63.
Ludwig W., 1926. Untersuchungen über den Copulationsapparat der Baumwanzen, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **5**, 291—380.
Ludwig W., 1932. The effect of temperature on the growth curves of the Japanese beetle, *Popillia japonica*, *Physiol. Zool.*, **5**, 431—447.
Ludwig W., 1934. The progression factor in the growth of the Japanese beetle, *Popillia japonica*, *Ent. News*, **145**, 141—152.
Ludwig W., Anderson J. M., 1942. Effects of different humidities, at various temperatures, on the early development of four Saturniid moths, *Platysamia cecropia*, *Telea polyphemus*, *Samia walkeri*, *Callosamia promethea*, *Ecology*, 259—274.
Ludwig W., Landsman M., 1937. The effects of different relative humidities on survival and metamorphosis of the Japanese beetle, *Physiol. Zool.*, **10**, 171—179.
Mackerras M. J., 1933. Observations on the life history, nutritional requirement and fecundity of blow-flies, *Bull. entom. Res.*, **24**, 353—362.
Maercks H., 1933. Der Einfluss von Temperatur- und Luftfeuchtigkeit auf die Embryonalentwicklung der Mehlmottenschlupfwespe *Habrobacon juglandis*, *Arb. Biol. Reichsanst.*, **20**, 34—90.

Marchal P., 1910. Physiologie de l'Insecte, Dictionnaire de Physiologie de Richet.

Marcovitch S., 1924. The migration of the Aphididae and the appearance of the sexual forms as affected by the relative length of daily light exposure, *J. Agr. Res.*, **27**, 312—322.

Martini E., 1928. Ueber die Kettenlinie und die Exponentialkurve überhaupt als Bilder für die Abhangigkeit der Entwicklungsdauer von der Wärme, *Z. angew. Entom.*, **14**, 273—284.

Mathée S., 1942. Biochemical differences between the solitary and gregarious phases of locusts and Noctuids, *Bull. entom. Res.*, **36**, 344—371.

Mayne B., 1926. *Rep. U. S. Publ. Health.*, **41**, 986—990.

Mazek Fialla K., 1941. Die Körpertemperatur poikilothermer Tiere in Abhängigkeit der Kleinklima, *Z. wiss. Zool.*, **154**, 170—247.

Megusar F., 1910. Regeneration der Fang-, Schreit- und Sprungsbeine bei der Aufzucht von Orthopteren, *Arch. Entw. Mech.*, **29**, 399—586.

Mellanby K., 1932. The influence of atmospheric humidity on the thermal death point of a number of insects, *J. exper. Biol.*, **9**, 222—231.

Mellanby K., 1932. The effect of temperature and humidity on the metabolism of the fasting mealworm (*Tenebrio molitor*), *Proc. R. Soc.*, **3**, 376—390.

Mellanby K., 1935. The evaporation of water from insects, *Biol. Rev.*, **10**, 317—333.

Mellanby K., 1936. Humidity and insect metabolism, *Nature*, 124.

Mellanby K., 1937. Rearing of tse-tse flies in captivity, *Proc. entom. Soc.*, **A12**, 1—5.

Mellanby K., 1937. Experimental work on reproduction in the tse-tse fly *Glossina palpalis*, *Parasitology*, **29**, 141.

Mergelsberg O., 1935. Ueber die postimaginale Entwicklung (Physogastrie und Hermaphroditismus) bei afrikanischen Termitoxenien (*Diptera*), *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, **60**, 345—398.

Millot J., Fontaine M., 1937. Études physiologiques sur les Orthoptères. I. La teneur en eau du Criquet pèlerin adulte, *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, **28**, 412—418.

Müller J. H., 1939. Vergleichende Untersuchungen über die Wirksamheit von 200 kv Röntgen- und Gammastrahlen auf die Puppen von *Drosophila melanogaster*. I. Bestimmung der «äquivalenten Röntgenwertes» für Gemmastrahlen. II. Untersuchung über die Summation von Röntgen- und Gammastrahlen, *Strahlenth.*, **64**, 633—654.

Nakasone T., 1939. Behaviour of the catalase in the eggs of silkworm *Bombyx mori*, *Bull. Seric. Silt. Ind. Uyeda*, **2**, 69—79.

Nath V., Mehta, 1929. Studies... III. Oögenesis of the firefly *Luciola gorhami*, *Q. J. microsc. Sc.*, **73**, 7—24.

Nath V., Mohan P., 1929. Studies on the origin of yolk. IV. Oögenesis of *Periplaneta americana*, *J. Morphol.*, **48**, 253—279.

Necheles H., 1924. Ueber Wärmeregulation bei Wechselwarmentieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie der Wärmeregulation, *Pflüger's Arch.*, **204**, 72—83.

Nicholson A. J., 1921. *Bull. entom. Res.*, **25**, 85—99.

Nieschulz O., 1933. Over de reactie van *Stomoxys* op verschillende temperaturen, *Veteartsenijk. Med.*, **80**, 37—44.

Nieschulz O., 1933. Ueber die Temperaturbegrenzung der Aktivitätsstufen von *Stomoxys calcitrans*, *Z. Parasitenkde*, **6**, 220—242.

Nieschulz O., 1935. Ueber die Temperaturabhängigkeit der Aktivität und die Vorzugstemperatur von *Musca domestica* und *Fannia canicularis*, *Zool. Anz.*, **110**, 225—233.

Noll J., 1942. Ueber den Einfluss von konstanten und wechselnden Temperaturen auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven und Puppen von *Contarinia nasturtii*, *Anz. Schädlingsk.*, **18**, 73—78.

Nonidez J. F., 1920. The internal phenomena of reproduction in *Drosophila*, *Biol. Bull.*, **39**, 207—230.

Norris M. J., 1932. Contribution towards the study of insect fertility. I. The structure and operations of the reproductive organs of the genera *Ephestia* and *Plodia* (*Lepidoptera*, *Physitidae*), *Proc. Zool. Soc.*, 295—611.

Norris M. J., 1933. II. Experiments on the factors influencing fertility in *Ephestia kühniella*, *Proc. Zool. Soc. Lnd.*, 903—934.

Norris M. J., 1934. III. Adult nutrition, fecundity and longevity in the genus *Ephestia*, *Proc. Zool. Soc. Lnd.*, 333—360.

Oka H., Furukawa H., 1935. Experimentelle Hervorrufung neue Geäders bei Insekten. Versuche an Libellen, *Biol. Zbl.*, **55**, 245—250.

Олсуфьев Н. С., 1940. Двойственный характер питания и половой цикл у самок слепней, *Зоол. журн.*, **19**.

Omura S., 1936. Studies on the reproductive system of the male of *Bombyx mori*, *J. Fac. Agric. Hokkaido Univ.*, **38**, 155—181.

Oppenheim S., 1908. Segmentregeneration bei Ephemeridenlarven. *Zool. Anz.*, **33**, 72—77.

Palm N. B., 1948. Normal and pathological histology of the ovaries in *Bombus*, *Opusc. Entom. Lund*, 7, 101.

Pantel J., 1913. Recherches sur les Diptères à larves entomobies. II. Les enveloppes de l'oeuf avec leurs dépendances, les dégâts indirects du parasitisme, *Cellule*, 1—289.

Pantel J., de Sinety R., 1908. Sur l'apparition de mâles et d'hermaphrodites dans les pontes parthénogénétiques de Phasmes, *C. R. Acad. Sc.*, **147**, 1358—1360.

Parker J. R., 1929—1930. Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus* Saussure and *Camnula pellucida* Sdudder (*Orthoptera*), *Bull. Univ. Montana Agric. Exp. St.*, 233, 132.

Paul H., 1937. Transplantation und Regeneration der Flügel zur Untersuchung ihrer Formbildung bei einem Schmetterling mit Geschlechtdimorphismus, *Arch. Entw. Mech.*, 136, 64—111.

Payne N. M., 1927. Freezing and survival of insects at low temperature, *J. Morphol.*, 43, 521—545.

Peacock A. D., Gresson R. A. R., 1928. The role of the nurse cells oocytes and follicle cells in tenthredinid oogenesis, *Q. J. microsc. Sc.*, **71**, 541—561.

Peairs L. M., 1927. Some phases of the relation of temperature to the development of insects, *West Virginia Univ. Agric. Exper. St. Bull.*, 208.

Переdельский А. А., Пастухова А., 1930. Der Einfluss des Nahrungsmengen auf die Dynamik einiger Erscheinungen im Leben der Schmeissfliege, *Biol. gener.*, 6, 327—352.

Переdельский А. А., Троицкий И. И., 1932. Влияние голодания на длину шелкового волокна у шелковичного червя, *Зоол. журн.*, 11, вып. 1, 186.

Perez C., 1911. Observations sur l'histolyse et l'histogenèse dans la métamorphose des Vespides, (*Polistes gallica*), *Mém. Cl. Sc. Acad. Roy. Belg.*, 3, 1—103.

Pirsch G. B., 1923. Studies on the temperature of individual insects with special reference to the honey-bee, *J. Agr. Res.*, 24, 275—287.

Plagge E., 1935. Die Pigmentierung der Imaginal- und Raupenaugen der Mehlmotte *Ephestia kühniella* bei verschiedenen Rassen Transplantationsträgern und Rassenkreuzungen, *Arch. Entw. Mech.*, 132—648.

Plagge E., 1938. Ubereinstimmung der genbedingten Augenausfärbung Wirkstoffes von *Ephestia* und *Drosophila*, *Biol. Zbl.*, 58, 231—242.

Поспелов В. П., 1926. The influence of temperature on the maturation and general health of *Locusta migratoria*, *Bull. entom. Res.*, 16, 363—377.

Pradhan S., 1946. Insect population studies. III. Ides of biograph and biometer. IV. Dynamics of temperature effect on Insect development, *Proc. Nat. Inst. Sc. India*, 6, 301—314; 7, 385—404.

Prell H., 1916. *Z. ang. Entom.*, 2, 57—148.

Prochnow O., 1907. Die Temperaturkurve der Entwicklungsgeschwindigkeit für Pflanzen und poikilothermer Tiere, *Ent. Z.*, Guben, 20, 313—314.

Przibram H., 1919. Regeneration beim Hautflüger *Cimbex axillaris*, *Arch. Entw. Mech.*, 45, 69—80.

Przibram H., 1925. *Biol. gener.*, 2, 189—203.

Przibram H., 1926. Transplantation and regeneration. Their bearing on developmental mechanics, *J. exper. Biol.*, 3, 313—320.

Przibram H., Brecher L., 1930. Wachstumsmessungen an *Tenodera aridifolia*, einer japanischen Fangheuschrecke, *Arch. Entw. Mech.*, 122, 251—279.

Przibram H., Megusar F., 1912. Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bicoulata*, *Arch. Entw. Mech.*, 34, 680—741.

Raichoudhury D. P., 1936. Retardation of spermatogenesis and reduction of motility of sperm in *Ephestia kühniella* (*Lepidoptera*, *Physitidae*), *Proc. Zool. Soc.*, 789—805.

Ramsay J. A., 1935. The evaporation of water from the cockroach, *J. exper. Biol.*, 12, 373—383.

Regen J., 1910. Kastration und ihre Folgeerscheinungen bei *Gryllus campestris*, *Zool. Anz.*, 35, 427—432.

Regen J., 1924. Anatomische physiologische Untersuchungen Über die Spermatophore von *Liogryllus campestris*, *Sitz. Ber. Akad. Wien*, *Math. Nat. kl.*, 1, 133, 347—359.

Rempel J. C., 1940. Intersexuality in Chironomidae induced by Nematode parasitism, *J. exper. Zool.*, 84, 261—289.

Rethfeld C., 1924. Die Viviparität bei *Chrysomela varians*, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, 46, 245—302.

Ries E., 1932. Die Progresse der Eibildung und der Eiwachstum bei Pediculiden und Mallophagen, *Z. Zellforsch. Mikr. Anat.*, 16, 314—388.

Ritterhaus K., 1927. Studien zur Morphologie und Biologie von *Phyllopertha horticola* und *Anomala aenea*, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 8, 271—408.

Rivnay E., 1937. Moisture as the factor affecting living development in the *Citrus* aphis *Toxoptera aurantii*, *Bull. entom. Res.*, 28, 173—179.

Robbie W. A., 1941. The action of cyanide on eggs and embryos of the grasshopper *Melanoplus differentialis*, *J. cell. a. comp. Physiol.*, **17**, 369—384.
Roonwall M. L., 1936. The growth changes and structure of the egg of the African migratory locust. *Locusta migratoria migratorioides*, *Bull. entom. Res.*, **27**, 1—14.
Roubaud E., 1922. Études sur le sommeil d'hiver pré-imaginal des Muscides, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 56, 455—644.
Roubaud E., Colas-Belcour J., 1934. Observations sur la biologique des *l'Anopheles plumbeus*. III. Le chevauchement des générations dans le cycle Hivernal, *Bull. Soc. Path. Exot.*, **27**, 456.
Roubaud E., Colas-Belcour J., 1926. La torpeur hivernale obligatoire et ses manifestations diverses chez nos Moustiques indigènes, *C. R. Acad. Sc.*, 182, 871—873.
Roubaud E., Mezger J., 1934. La nourriture larvaire n'influe pas sur le dévelopement de l'ontogenèse chez les larves de *Culex pipiens* anautogènes, *Bull. Soc. Path. Exot.*, **27**, 666—668.
Roy D. N., 1940. Influence of spermathecal stimulation on the physiological activities of *Anopheles subpictus*, *Nature*, **145**, 747.
Rücker F., 1935. Ueber die ultrarote Reflexion tierischer Körperoberflächen, *Z. vergl. Physiol.*, **21**, 275—280.
Сахаров Н. Л., 1930. Studies on cold resistance in insects, *Ecology*, 2, 505—517.
Salt G., Experimental studies on insect parasitism. The effect of superparasitism on populations of *Trichogramma evanescens*, *Parasitology*, **29**, 539—553.
Sanderson E. D., 1910. The relations of temperature to the growth of insects, *J. econ. Entom.*, **3**, 313—339.
Scharrer B., Hadorn E., 1938. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **24**, 236—242.
Schoenemund E., 1912. Zur Biologie und Morphologie einiger *Perlarten*, *Zool. Jhrb.*, *Anat.*, **34**, 1—56.
Schulz P. N., 1927. Oppenheimer's Hdb. Biochemie, **7**, 439—488.
Seiler J., 1923. *Arch. Zellforsch.*, **15**, 2469.
Selbier R., 1947. Actions endocrines chez *Gryllus campestris*, *C. R. Acad. Sc.*, **224**, 1074—1075.
Shelford V. E., 1927. An experimental investigation of the relation of the codling moth to weather and climate, *Bull. Illinois Nat. Hist. Surv.*, **16**, 311—340.
Sikes E. K., Wigglesworth V. B., 1931. The hatching of insects from the egg and appearance of air into the tracheal system, *Q. J. microsc. Sc.*, **74**, 165—192.
Silvestri F., 1904. Contribuzione alla conoszenza della metamorfosi e dei costumi della *Lebia scapularis* con descrizione dell'apparate sericipare delle larve, *Redia*, **2**, 68—84.
Silvestri F., 1941. Sulla maniera di fecondazione della femmina negli Stylopidae (Insecta, Strepsiptera), *Atti Accad. Ital.*, **2**, 553—556.
Slifer E. H., 1931. Insect development. II. Mitotic activity in the grasshopper embryo, *J. Morphol.*, **51**, 613—618.
Slifer E. H., 1938. The formation and structure of a special water absorbing area in the membranes covering the grasshopper egg, *Q. J. microsc. Sc.*, **80**, 437—457.
Slifer E. H., 1946. The effects of xylol and other solvents in diapause in the grasshopper egg; together with a possible explanation for the action of these agents, *J. exper. Zool*, **102**, 333—356.
Smart J., 1935. The effect of temperature and humidity of the cheese skipper *Piophila casei*, *J. exper. Biol.*, **12**, 84—88.
Speicher B. R., 1931. The effect of dessication upon the growth and development of the Mediterranean flour moth, *Proc. Pennsylvania Acad. Sc.*, **5**, 79—82.
Springer F., 1915. *Zool. Jhrb.*, *Syst.*, **40**, 57—118.
Squire F. A., 1940. On the origin and nature of the diapause in *Platyedra gossypiella*, *Bull. entom. Res.*, **31**, 1—6.
Stehr G., 1947. Beziehungen zwischen der Blutzirkulation im Puppenflügel und dam Zeichnungsmuster von *Ephestia kühniella*, *Rev. Suisse Zool.*, **54**, 573—607.
Steinberg, Kamensky S. A., 1936. Les prémices écologiques de la diapause de *Loxostege sticticalis* (*Pyralidae*), *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **70**, 145—183.
Steiner A., 1929. Temperaturuntersuchungen in Ameisennestern mit Erdkuppeln, in Nest von *Formica exsecta* und in Nestern under Steinen, *Z. vergl. Physiol.*, **9**, 1—66.
Steiner A., 1930. Die Temperaturregulierung in Nest der *Polistes gallica* var. *biglumis*, *Z. vergl. Physiol.* , **2**, 461—502.
Steiner D. M., 1937. Ueber den Einfluss von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf das Eistadium, mit Bemerkungen zur Biologie der Imago (Hausbockuntersuchungen. I), *Z. angew. Entom.*, **23**, 531—546.
Stellwaag F., 1940. Die Einwirkung schwankender Freilandtemperaturen auf Insekten, *Anz. Schädlingsk.*, **16**, 109—113.
Stern C., 1941. The growth of testes in *Drosophila*, *J. exper Zool.*, 113—158, 159—180.

Stiles K. A., 1938. Intermediate winged aphids and the time of determination theory, *Biol. Bull.*, 430—460.
Stiles K. A., 1939. The time of embryonic determination of sensoria and antennal colors and their relation to the determination of wings, ocelli and wing muscles in aphids, *Biol. Bull.*, **76**, 442—477.
Стрельников И. Д., 1940. Muscular heat production, solar radiation and the ecology of the high mountain diurnal insects, *Zool. Z.*, **19**, 219—237.
Strohl S., Köhler W., 1940. Experimentelle Untersuchungen über die Determination des Zeichnungsmusters bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella*. I. Der Einfluss veränderter Zusammensetzung des Atemmediums and die Differenzierung von Schuppenfarb und Form., *Arch. Klaus Stift.*, **15**, 399—460.
Suster P. M., 1933. Beinregeneration nach Ganglienextirpation bei *Sphodromantis bioculata*, *Zool. Jhrb.*, *Zool.*, **53**, 49—66.
Suster P. M., 1933. Fühlerregeneration nach Ganglionextirpation..., *Zool. Jhrb.*, *Zool.*, **53**, 41—48.
Swellengrebel N. H., 1929. *Ann. Inst. Pasteur*, **43**, 1370—1380.
Tahmisian T. N., 1943. Enzymes in ontogenesis: cholinesterase in developing *Melanoplus differentialis* eggs, *J. exper. Zool.*, **92**, 199—213.
Tangl F., 1900. Zur Kenntnis der Stoff- und Energieumsatzes holometaboler Insekten während der Metamorphose (Beitrag 6), *Pflüger's Arch.*, **130**, 1—54.
Tangl F., 1909. Embryonale Entwicklung und Metamorphose vom energetischen Standpunkte aus betrachtet (Beitrag 7), *Pflüger's Arch.*, **130**, 55—89.
Tatum E. L., Beadle G. W., 1940. Crystalline *Drosophila* eye-color hormone, *Science*, **91**, 458.
Teissier G., 1931. Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes, *Trav. Stat. Roscoff*, **9**, 29—338.
Theodor O., 1934. Observations on the hibernation of *Phlebotomus papatasii*, *Bull. entom. Res.*, **25**, 459—472.
Thomsen E., 1947. The gonadotropic hormones in the Diptera, Sympos. Intern. Endocrinol. Arthropodes, 17—24 juin, Paris.
Thomsen E., Thomsen M., 1937. Ueber das Thermopreferendum der Larven einiger Fliegerarten, *Z. vergl. Physiol.*, **24**, 343—380.
Тихомиров А., 1885. Chemische Studien über die Entwicklung der Insekteneier, *Hoppe Seyler's Z.*, 9, 518—532.
Titschack E., 1926. Untersuchungen über das Wachstum des Nahrungsverbrauchs und die Eierzeugung. II. *Tineola biseliella*. Gleichzeitig ein Beitrag zur Klärung der Insektenhäutung, *Z. wiss. Zool.*, **128**, 501—569.
Toth L., 1933. Ueber die präembryonale Entwicklung der Viviparen Aphiden, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **27**, 693—731.
Toth L., 1937. Entwicklungszyklus and Symbiose von *Pemphigus spirothecae*, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **33**, 412—437.
Tower W. L., 1906. An investigation on evolution in Chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*, *Carnegie Inst.*, *Washingt. Publ.*, **48**, 1—320.
Tutt J. W., 1899. The connection between primary and secondary sexual characters in Lepidoptera, *Ent. Rec.*, **12**, 199—202.
von Ubisch L., 1911. Ueber Flügelregeneration beim Schwammspinner *Lymantria dispar*, *Arch. Entw. Mech.*, **31**, 637—653.
von Ubisch L., 1915. Ueber den Einfluss von Gleichgewichtsstörungen auf die Regenerations Geschwindigkeit, *Arch. Entw. Mech.*, **41**, 237—250.
Ulmann E., 1941. Die regulatorische Bedeutung der Bevölkerungsdichte für das natürliche Cleichgewicht einer Art. Experimentelle Untersuchungen mit *Culex pipiens autogenicus*, *Z. angew. Entom.*, 28, 1—61.
Ulrich H., 1934. Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel einer pädogenetische Gallenmücke, *Rev. Suisse Zool.*, **4**, 423—428.
Umeya Y., 1926. *Bull. Seric. Exp. St. Chosen*, 1—26, 27—48.
Uvarov B. P., 1931. Insect and climate, *Trans. Entom. Soc.*, **79**, 104—113.
Vandel A., 1931. La parthénogenèse, Encycl. Scient., Doin.
Verson, 1890. Chemisch analytisch Untersuchungen an lebenden Puppen, Raupen und Schmetterlinge, *Zool. Anz.*, **13**, 588—589.
Vogt M., 1943. Hormonale Auslösung früher Entwicklungsprozesse in den Augenantennenanlagen von *Drosophila*, *Naturwissenschaften*, **31**, 200—201.
Volkonsky M., 1939. Sur la photo-akinèse des Acridiens, *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, **17**, 194.
Waddington L. H., 1942. Some developmental effects of X-rays in *Drosophila*, *J. exper. biol.*, **19**, 102—117.
Weber H., 1930. Biologie der Hemipteren, Springer, Berlin.
Weber H., 1931. Lebensweise und Umweltbeziehungen von *Trialeurodes vaporariorum*, *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **23**, 575—753.

W e e d I. G., 1936. Removal of corpora àllata on egg production in the grasshopper *Melanoplus differentialis*, *Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med.*, **34**, 884.
W e e d-P f e i f f e r I., 1945. Effect of the corpora allata on the metabolism of the adult female grasshoppers, *J. exper. Zool.*, **99**, 183—235.
W e y e r F., 1928. Untersuchungen über die keimdrüsen bei Hymenopterenarbeiterinnen, *Z. wiss. Zool.*, **131**, 345—350.
W e y r a u c h W., 1936. Das Verhalten sozialen Wespen bei Nestüberhitzung, *Z. vergl. Physiol.*, **23**, 51—63.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1933. The physiology of cuticle and ecdysis in *Rhodnius, prolixus* (*Triatomidae, Hemiptera*) with special reference to the function of the oenocytes and of the dermal glands, *Q. J. microsc. Sc.*, **76**, 270—318.
W i g g l e s w o r t h V. B., 1936. The function of the corpus allatum in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus*, *Q. J. microsc. Sc.*, **76**, 99—121.
W i l l i a m s C. B., B u x t o n P. A., 1916. On the biology of *Sphodromantis guttata*, *Trans. Entom. Soc.*, 86—100.
W i l l i a m s C. M., 1937. Physiology of insect diapause. II. Interaction between the pupal brain and prothoracic glands in the metamorphosis of the giant silkworm, *Platysamia cecropia*, *Biol. Bull.*, **93**, 89—98.
W o k e P. A., 1937. *Parasitology*, **23**, 311—313.
W o l s k y S., 1939. Beiträge zur Kenntnis der Atmungsmechanismus des Seidenspinneneier. II. Ueber den Sauerstoffsverbrauch gechädigter unbefruchteter Eier, *Arch. Ung. Biol. Forsch. Inst.*, **2**, 375—381.
W o l s k y S., 1940. Vergleich der Atmung der verschiedenen Stadiums mit besonderer Berücksichtigung der Kohlenmonoxydwirkung, *Mat. Termeszett. Ertes.*, **159**, 893—903.
W o l s k y S., 1942. Die Wirkung der Behandlung mit Salzsaüre auf die Atmung. *Mag. Kutat. Muuk.*, **14**, 461—464.
W o o d r u f f L. C., 1938. The normal growth rate of *Blattella germanica*, *J. exper. Zool.*, **79**, 145—165.
W u r m s e r, R a p k i n e, 1931; см. T e i s s i e r, 1931.
Y o u n g W. C., P l o u g h H. H., 1926. On the sterilization of *Drosophila* by hightemperature, *Biol. Bull.*, **51**, 187—189.
Z i m m e r L., 1934. Die Begriffe pädogenesis und neotenie, *S. B. Ges. Naturf. Fr. Berlin*, 304—311.. —
З о л о т а р е в Е. Х., 1940. Some materials on the ecology of the voltinism of the chinese oak silkworm *Antherea pernyi*, *Zool. Z.*, **19**, 631—645.

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

В

Г

Д

Л

М

Н

О

П

Р

С

Т

У

Ф

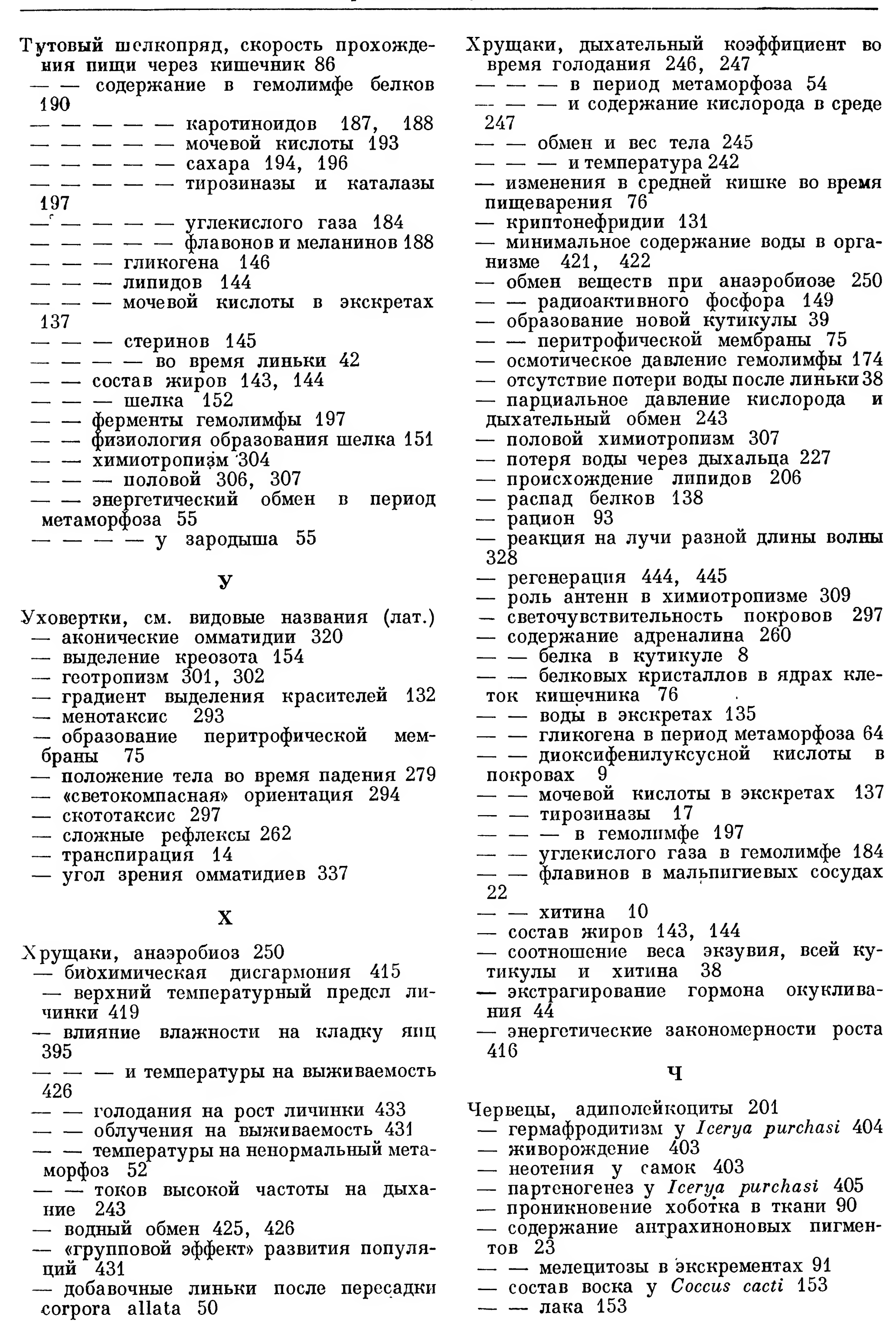
Х

Ц

Ч

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

(по русским названиям насекомых)



У

Х

Ч

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ
(по латинским названиям насекомых)

A

B

C

D

H

I

J

K

L

R

S

ОГЛАВЛЕНИЕ

Редактор *И. В. ЦОГЛИНА*

Художник *Н. П. Пешков*

Техн. редактор *Е. С. Герасимова*

Корректор *К. И. Иванова*

Сдано в производство 19/XI 1952 г.
Подписано к печати 14/II 1953 г.
А02008. Бумага 70×108 1/16=15,5 бум. л.
42,5 печ. л. Уч. изд. л. 47,9.
Изд. № 4/1360
Цена 35 р. 55 к. Зак. 622

16-я типография Главполиграфиздата
при Совете Министров СССР.
Москва, Трехпрудный пер., 9.

ОПЕЧАТКИ

Страница	*Строка*	*Напечатано*	*Следует читать*
35	18—19 сн.	фазы развития.	фазы.
78	19 сн.	Шлоттае	Шлоттке
172	2 св.	ниже 0;	выше 0;
188	20 св.	Меланииты	Меланины
266	6 сн.	в эту же сторону	в противоположную сторону
280	15 сн.	«Телоскопические»	«Телескопические»
395	14 св.	недостаток оптимума абсолютной влажности	оптимум дефицита влажности

